


600020066K


PRESS G. 105.
SHELF L
Nº 19



ÜBER

PAARIGE AUSFÜHRUNGSGÄNGE

DER GESCHLECHTSORGANE

BEI INSECTEN

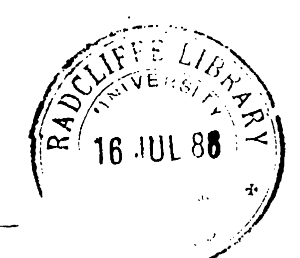
Berichtigungen zu: *Palmén*, Paar. Ausführungsgänge d. Geschl. org. bei Insecten.

.RSUCHUNG

S. 103: *o*, *ova*, Eier, in Fig. 38, 39, 45.
o, *ostium genitale*, Geschlechtsmündung, in Fig. 3, 4, 5, 20, 21, 29, 34, 35, und 32.

An den Tafeln sind folgende Bezeichnungen ausgeblieben:
os und *od* in Fig. 58 (vergl. S. 80).
r in Fig. 5, 16, 17, 18 (vergl. S. 46 und 50).

'INLANDS.



LEIPZIG,
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN.
1884.

ÜBER

PAARIGE AUSFÜHRUNGSGÄNGE DER GESCHLECHTSORGANE BEI INSECTEN.

Berichtigungen zu: Palmén, Paar. [illegible] d. [illegible] org. bei Insecten.

S. 108: *o*, *ova*, Eier, in Fig. [illegible]

o, *ostium genitale*, Geschlechts[illegible], in Fig. [illegible]

[illegible]

An den Tafeln sind folgende Bezeichnungen [illegible]:

os und *od* in Fig. [illegible] (vergl. S. [illegible]),

r in Fig. 5, 16, 17, 18 (vergl. S. [illegible] und [illegible]).

[illegible]OLOGISCHE UNTERSUCHUNG

VON

[D]R J. A. PALMÉN.

[illegible] AN DER UNIVERSITÄT FINLANDS.

MIT 5 TAFELN.

LEIPZIG,

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN.

1884.

HELSINGFORS,
J. C. FRENCKELL & SOHN, 1884.

Beinahe siebzig Jahre sind schon vergangen, seitdem die Lehre *Savigny's* von der morphologischen Gleichwerthigkeit der Mundtheile und der übrigen Gliedmaassen bei den Gliederfüsslern bekannt wurde. Unterdessen ist sie nicht nur allgemein anerkannt, sondern sie hat auch die Deutung anderer Organe fruchtbar beeinflusst; so z. B. sind unter den äusseren Geschlechtsorganen der Insecten einige Theile als Gliedmaassen erkannt worden, die in umgestalteter Form ganz eigenartige Functionen übernommen haben. Der Bau des sogenannten Genitalsegmentes hat sich demnach ein besonderes Interesse erworben.

Auch anderen als Morphologen ist das Genitalsegment ein beliebtes Untersuchungsobject geworden. Dasselbe liefert nämlich ganz vorzügliche Artenkennzeichen, die heut zu Tage im Dienste der Systematik mit grossem Erfolge zu verwerthen sind.

Indessen, sollen diese von speciellen Systematikern beschriebenen äusseren Geschlechtstheile in morphologischer Beziehung richtig gedeutet werden, so wird es nöthig sie nicht für sich allein zu untersuchen. Denn die Deutung dieser äusseren Theile ist in gewissen Beziehungen von derjenigen der inneren abhängig und beide müssen also zugleich morphologisch geprüft werden. Aus leicht ersichtlichen Gründen stellt sich dabei ein Punkt als Schwerpunkt hervor, welcher zunächst festgestellt werden muss: die morphologische Deutung des ausmündenden Endabschnittes der inneren Geschlechtsgänge.

Allerdings ist dieser Endabschnitt gegenwärtig nicht unbekannt, denn jedes Handbuch der Zoologie kann uns darüber den Aufschluss geben, dass bei den Insecten, wie bei höheren Vertebraten, der Endabschnitt unpaar ist. Demnach zu urtheilen wäre also nichts Wesentliches mehr zu wünschen.

Gleichwohl ist die Frage nicht damit abgemacht. Vergleichen wir nämlich diesen Befund mit denen bei anderen Gliederthieren, und zwar bei niederen, aus denen ja die Theorie die Insectengruppe als

eine höhere Differenzirung herleiten will, so tritt uns ein bedeutungsvoller Unterschied entgegen: dem unpaarigen Endabschnitte der Insecten entsprechen hier zwei paarige Gänge. Diese Verschiedenheit in der Organisation muss irgendwie morphologisch erklärt werden.

Wenn man also die Frage über den unpaaren Endabschnitt morphologisch, oder noch mehr morphogenetisch stellt, so ist dies Problem bisher noch nicht einer Prüfung unterzogen. Ja streng genommen muss es zugestanden werden, dass sogar die Homologie der Endabschnitte bei verschiedenen Insectengruppen keineswegs noch nachgewiesen ist: man hat sie vielmehr nur vorausgesetzt.

Am Ende des *ersten* Capitels vorliegender Abhandlung wird die Fragestellung dieses Problems näher festgestellt.

Zur Lösung dieser Frage habe ich mich zunächst zur Gruppe der Ephemeriden gewandt, weil sie gewissermaassen den Schlüssel des Problems darbietet. Im *zweiten* Capitel werden daher die Angaben früherer Autoren über die Geschlechtsorgane dieser Gruppe referirt. Im *dritten* Capitel gebe ich dann meine eigenen Beobachtungen über die männlichen, und im *vierten* diejenigen über die weiblichen Organe.

Im nächstfolgenden Capitel wollte ich noch andere Insectengruppen in ähnlicher Weise behandeln, und habe hierüber schon eigene Untersuchungen angestellt. Erst dann wollte ich sämmtliche Ergebnisse morphologisch verwerthen. Indessen haben äussere Umstände veranlasst, dass weder Raum noch Zeit mir jetzt zu Gebote stehen. Ich habe daher im *fünften* Capitel dies umfangreiche Thema mehr gedrängt behandeln müssen.

Der academische Zweck des vorliegenden Schriftchens hat mir Anlass gegeben im *ersten* Capitel eine einleitende Darstellung der Forschungsrichtungen in der Entomologie der oben erwähnten Fragestellung vorauszuschicken.

Helsingfors den 3. März 1884.

---

1. Einleitung.

Wie ein Organismus in seiner embryonalen Entwickelung durch ungünstige Umstände leicht beeinflusst wird, war auch die Naturgeschichte in ihrem ersten Anfange in hohem Grade von fremden Einflüssen abhängig. Der lange Winter des Mittelalters hatte ihre Entwickelung fast vollständig zurückgehalten, und das Gepräge dieser Hemmung blieb Jahrhunderte hindurch noch zu spüren.

Nachdem jedoch endlich die Naturforschung im Anfange der neueren Zeit zu ihrer wahren Quelle, der Natur selbst, zurückgeführt wurde, konnte die alleinige Interpretation von Aristoteles' Schriften aufhören, und auch die mit Vorliebe getriebene Behandlung der in der Bibel besprochenen Thiere fing allmälig an den wahren Naturbeobachtungen Platz zu geben. Dies geschah aber nur langsam. Und demnach befassten sich auch die **encyclopädischen** Compilatoren dieser Zeit, wie *Wotton* (1552) und *Aldrovandi* (1602) mit der uns hier interessirenden Thiergruppe, den Insecten, in einer zeitgemässen, d. h. ziemlich bunten Weise (vergl. *Carus*, S. 266, 294).

Wahrhaft die Natur erforschend, aber mit einer für seine Zeit charakteristischen **theologisch-moralisirenden** Richtung tritt uns schon im Jahre 1669 der ehrwürdige Holländer *Swammerdamm* entgegen, besonders in seiner klassischen, erst im Jahre 1737 posthum erschienenen Arbeit: „Bibel der Natur, worinnen die Insecten in gewisse Classen vertheilt, sorgfältig beschrieben, zergliedert, in saubern Kupferstichen vorgestellt, mit vielen Anmerkungen über die Seltenheiten der Natur erleutert, und zum Beweis der Allmacht und Weisheit des Schöpfers angewandt werden". Es ist schwer zu entscheiden, ob man hier die fromme Neigung zu Betrachtungen ethischer Art in den Vordergrund stellen soll, oder die Gewissenhaftigkeit und Beobachtungsgabe des Verfassers als Naturforscher. In derselben Weise ist ferner *Lesser's* „Insecto-Theologia" vom Jahre 1738 für diese Richtung bezeichnend: gegeben wird uns nämlich hier ein „Vernunft- oder Schriftmässiger

Versuch, wie ein Mensch durch aufmerksame Betrachtung derer sonst wenig geachteten Insecten zu lebendiger Erkenntniss und Bewunderung der Allmacht etc. des grossen Gottes gelangen konnte". Diese allerdings subjectiv berechtigten, aber nicht gerade naturwissenschaftlichen Betrachtungen wurden späterhin allmälig durch die reellen Resultate der Naturuntersuchungen auf die Vorreden der Verfasser beschränkt, wie es bei *Gaede* (1815, 1823) der Fall ist, bis sie endlich ganz ausblieben. —

Ausser dieser äusseren Abhängigkeit von dem Zeitalter, war die Naturgeschichte anfangs in Bezug auf ihren eigenen Inhalt und Anschauungsweise in einer viel tiefer begründeten Weise von anderen Wissenschaften abhängig. Vor allem muss nämlich beachtet werden, dass sie sich zuerst aus den medicinischen Wissenschaften als Zweig entfaltete. Allerdings hatte man schon lange zugegeben, dass Kenntnisse des Körperbaues der höheren Thiere dem Arzte nützlich seien; aber noch im Anfange der neueren Zeit war die Ansicht sehr verbreitet, dass ein Werk über die Insecten, d. h. die niederen Thiere, „ohne Würde, Anstand und Nutzen" (*Carus*, S. 369) sei. Sie verlor allmälig ihre Gültigkeit erst nachdem die menschlichen Anatomen die Kenntniss der Anatomie auch unbedeutenderer Lebewesen für ihre Zwecke nützlich fanden. Schon der Bologneser Anatom *Marcello Malpighi* (1628—1694) sprach den Satz aus (siehe *Carus*, S. 396), dass die vollkommneren Thiere zur Erklärung ihres anatomischen Verhaltens des „Analogismus der einfacheren" bedürften. Und eben demselben menschlichen Anatomen verdanken wir in der That die erste Untersuchung über die Anatomie eines Gliederthieres, des Seidenschmetterlings, in allen seinen Entwickelungsstadien.

Jedoch ehe die Kenntniss des Baues niederer Thiere wesentlich auf diejenige des Menschenkörpers befördernd zurückwirken konnte, musste erstgenannter Theil der Zoologie sich zu einer gewissen Höhe entwickelt haben; dazu aber waren noch mehrere Generationen von Forschern erforderlich.

An die practische Verwendbarkeit der allgemeinen Zoologie zu medicinischen Zwecken schlossen sich noch ökonomische Impulse. Es ist schwer zu entscheiden, ob solche schon *Malpighi* beeinflusst hatten, gerade eine ökonomisch wichtige Insectenart zum Gegenstande der ersten entomotomischen Untersuchung zu wählen. In entschiedener Weise treten hingegen jene Impulse in unseren Decennien hervor — z. B. in Bezug auf die Forstinsectenkunde, die Bienenzucht, die Heuschrecken- und Phylloxera-Verwüstungen, — aber dann auch in solchem Maassstabe,

dass der practisch angewandten Entomologie enorme Mittel zur Verfügung gestellt werden, und dass Laien oft die Vorstellung gewonnen haben, es liege gerade hier das Ziel der Entomologie.

Rein wissenschaftliche Impulse brachten indessen schon früh der Entomologie glänzende Resultate. Allerdings waren schon in der Periode der encyclopädischen Darstellungen die Entwickelungsstadien der Insecten nicht unbekannt für Schriftsteller wie *Mouffet* (1634) und *Goedart* (1662), wie es *Carus* (S. 369—372) hervorgehoben hat. Aber erst *Swammerdamm's* musterhaften und mühsamen Arbeiten schon vom Jahre 1669 verdanken wir die breitere Grundlage nicht nur für die Anatomie, sondern vor allem für die späterhin so überaus wichtige Lehre von der Metamorphose der Insecten. In dieser Beziehung ist als sein nächster Nachfolger der berühmte französische Naturforscher *Réaumur* (1734—42) zu nennen. Ihm folgten bald sein Landsmann *Lyonet* (1760), dessen Schriften jedoch zum Theil viel später (1832) erschienen, der deutsche Forscher *Roesel* (1746—61) und in Schweden *De Geer* (1752—78). Alle repräsentiren sie einen Zeitabschnitt und eine Richtung in der Entomologie, welche von der grössten Bedeutung wurde.

Bezeichnend für diese Forscher war besonders der Umstand, dass sie auf Grund eigener Untersuchungen, und zwar über sehr verschiedene Insectengruppen, auffallend ungleichartige Fragen berücksichtigt haben. Die Gestaltung des Körpers und die verschiedenartigen Verwandlungen dessen äusserer Organe, die Uebereinstimmung deren Baues mit den Verrichtungen, die Beziehungen der Insecten zu ihrer Umgebung — kurz die meisten Fragen, welche damals erörtert werden konnten, wurden nach eigener Erfahrung besprochen. Sie sind also noch Vertreter keiner einseitig cultivirten Zweige, sondern der unzersplitterten Entomologie. Weil sie eben die gesammte Lebensgeschichte der Insecten erforschten, hat man sie als Repräsentanten einer biologischen Richtung in der Entomologie bezeichnet*). Indessen wird gegenwärtig (vergl. unten S. 16) der „Biologie“ eine tiefere Bedeutung zugetheilt, als dass sie mit der sogenannten Oecologie identificirt werden kann, und demnach dürften diese Forscher vielleicht lieber — wenn es uns erlaubt ist eine eigene Benennung vorzuschlagen — als Repräsentanten einer zoo-biographischen Forschungsart bezeichnet werden.

*) In seiner Einleitung des Bandes über die Arthropoden (in *Bronn's* Klassen und Ordnungen des Thierreiches) bezeichnet *Gerstaecker* (S. 4) die oben erwähnte Forschungsrichtung als die biologische. Vergl. auch *Hagen* (Bibl. ent.).

Später haben mehrere Autoren dieselbe Richtung verfolgt, kaum aber in so umfangreicher Weise eigene neue und grundlegende Beobachtungen vorlegen können; sie mussten sich entweder auf einzelne Gruppen von Insecten beschränken, oder wenigstens in bedeutendem Maasse auf die Autorität von zahlreichen Specialarbeiten stützen. Dazu wurden die folgenden Forscher bald, durch die massenhaft sich anhäufende Anzahl von bekannten Insectenarten, einfach gezwungen. —

Gerade der letztgenannte Umstand machte bekanntlich eine Revolution in der Naturgeschichte nothwendig, indem eine neue — die **systematisirende** — Forschungsrichtung auftrat. Sollte irgendwie Ordnung in der Masse von Thierformen aufrecht erhalten werden, so war eine Classification unerlässlich. In Bezug auf die Insecten wurden die bereits gewonnenen Erfahrungen über den Körperbau und die Metamorphose zum ersten Male (abgesehen von *Swammerdamm's* Gruppirung) vom Engländer *John Ray* (1705, 1710) zur Grundlage einer Classification benutzt. Der erste Reformator der systematischen Naturgeschichte, *Linné*, brachte in das entstandene Chaos endlich Ordnung durch sein Systema Naturæ, wo er in Bezug auf die Insecten die eben angedeutete Gruppirung *Ray's* bis zu gewissem Grade annahm. Es ist überflüssig, hier die allgemein anerkannten und wesentlichen Vortheile eingehender anzugeben, welche der Naturgeschichte durch die Leistungen der Linné'schen **systematisch-beschreibenden** Forschungsrichtung bereitet wurden. Jede Discussion über zoologische Fragen wäre in unseren Tagen einfach unmöglich, wenn nicht die Thierformen nach genauen Beschreibungen bekannt, in Systemen leicht zu finden und übersichtlich gruppirt wären. Speciell in Bezug auf die artenreichste von allen Thiergruppen, diejenige der Insecten, erwies sich diese Richtung am meisten nothwendig. *Fabricius*, *Latreille*, *Leach*, *Burmeister*, *Westwood*, *Erichson*, *Gerstaecker* u. A. übernahmen die umfangreicheren Classificationen, während eine Unmasse von Bearbeitern bei der Durchführung des Systems in Einzelheiten theilnahm.

Was speciell die Geschlechtsorgane der Insecten betrifft, welche der Gegenstand nachfolgender Untersuchungen werden, so ist die Bedeutung deren äusserer Theile für die systematische Begrenzung einzelner Arten oder Gruppen allbekannt. Sie ist hervorgehoben worden für die Coleopteren überhaupt von *Ormancey*, speciell für die Scarabæiden von *Roussel*, die Carabiden von *C. Thomson*, die Bostrychiden von *Lindeman*, Cetoniiden von *Godart* und *Kraatz*, u. s. w. Bezüglich anderer Insecten-Ordnungen könnten noch genannt werden die Beobach-

tungen über die Libelluliden von *Charpentier*, die Trichopteren von *Mac Lachlan*, die Apiden von *Schenck*, *C. Thomson* und *Morawitz*, die Tenthrediniden von *Zaddach*, u. s. w. Am schärfsten hat in den letzten Zeiten wohl *Kraatz* die Verwerthbarkeit des männlichen Copulationsgliedes für die descriptive Entomologie hervorgehoben; wie weit sie einen Fachmann begeistern kann, ersieht man daraus, dass der letztgenannte Autor (1881, S. 142) bei Besprechung der Cetonia-Arten, am Schlusse sagt: „Man wird endlich in den meisten und in vielen bisher zweifelhaften Fällen den Artbegriff einfach dahin definiren können, dass man sagt, zu einer Art gehören alle ähnlichen Individuen mit der gleichen Bildung des männlichen Begattungsgliedes".

Gewöhnlich intim mit dieser Richtung verknüpft, erwachte bald noch eine andere, welche als eigenartig für sich hervorgehoben werden muss, die **zoo-geographische** und **faunistische.** Jedes Land wurde ein Centrum für die Erforschung der einheimischen Fauna. In vielen ist bereits das entomologische Material reichlich gesammelt oder zum Theil schon zu Schlussfolgerungen verarbeitet, deren Gültigkeit fernerhin in weiteren Kreisen näher geprüft werden kann, je nachdem das gegebene Beispiel allgemeiner befolgt wird.

Das lebhafte Interesse, welches die beschreibend-systematische Richtung hervorrief, brachte aber auch Nachtheile mit sich. An und für sich lag darin kein Nachtheil, dass unter der Masse von Mitarbeitern auch reine Dilettanten waren, die durch schablonenmässige Arbeiten oft sogar recht bedeutend mithelfen konnten. Aber diesen entging es leicht, und leider zu oft, w a s eigentlich das Ziel des Systematisirens und Beschreibens sein müsste. „Viele hielten die strenge Methode der Linné'schen formellen Systematik für die eigentliche Wissenschaft selbst. Sie haben danach zwar eine Anzahl von Thieren dem Verzeichnisse in vollständiger oder häufig unvollständiger Schilderung zugefügt, aber damit auch jener Auffassung Vorschub geleistet, welche, leider bis in die neueste Zeit herabreichend, in der Bestimmung und Beschreibung der für unveränderlich erklärten Species das einzige Ziel und die eigentliche Aufgabe der Zoologie erblicken zu müssen meint" (vergl. *Carus*, S. 521).

Wohl in wenigen Zweigen der Zoologie hat die beschreibende Richtung sich so exclusiv geltend gemacht, wie in der Entomologie. Dies war a priori zu erwarten in Folge des Artenreichthums, der Zugänglichkeit und Anwendbarkeit äusserer Kennzeichen bei den Arten, ferner in Folge der Schwierigkeit, die inneren Organe bei derartigen

Objecten zu untersuchen, namentlich bei der üblichen Methode, nur getrocknete Sammlungen aufzuheben. Die Nachtheile blieben ebenfalls nicht aus; vielmehr wurden sie hier um so verhängnissvoller, als die besprochene Richtung fast alle Kräfte in Anspruch genommen hatte, und als gerade die Hauptmasse von entomologischen Sammlern und Beobachtern entweder Specialisten waren, oder auch Dilettanten, deren Kenntnisse sich kaum ausserhalb ihres begrenzten Faches erstreckten. Es wurzelte so die Auffassung immer tiefer, dass die eigentliche Zoologie — wie s i e wenigstens dieselbe kannten — mit dem inneren Baue der Thiere wenig zu schaffen habe, weil dies einer ganz anderen Wissenschaft — der Anatomie — obliege. Für die Zoologie sollte das Aeussere, zur Bestimmung der Arten, ausreichend sein.

Für die Herstellung von Monographien rein descriptiver Art ist die genannte, sogar bis zur Einseitigkeit getriebene Forschungsart allerdings immer werthvoll. Sie führt aber leicht dahin, dass die Bedeutung der Zoologie als Wissenschaft in verkehrter Weise aufgefasst wird. Zu oft, und leider auch von Seiten, wo man eine andere Einsicht erwartet hätte, werden die Zoologie und Botanik als „bloss descriptive Wissenschaften" bezeichnet, obgleich darin offenbar ein Widerspruch liegt. Denn das Beschreiben und Ordnen — zumal wenn es nach völlig arbiträr gewählten Kennzeichen geschieht — als Selbstziel aufzustellen, macht noch keine wahre Wissenschaft, mag es sich auch als Mittel zum Zweck noch so unumgänglich erweisen.

So erfreulich auch die riesenhafte Anhäufung von „neuen Thatsachen" einerseits erscheinen kann, so dürfen doch andererseits — wie es von den bewährtesten Seiten hervorgehoben wurde — diese quantitativen Ergebnisse nicht überschätzt werden, wenn gleichzeitig der innere Zusammenhang jener Thatsachen und ihre Verwerthbarkeit zu Schlussfolgerungen vernachlässigt wird. —

Kehren wir nun zurück zu den anatomischen Untersuchungen, welche bezüglich der niederen Thiere, resp. Insecten, schon *Malpighi* und *Swammerdamm* erfolgreich begonnen hatten.

Auch in Bezug auf das Studium der inneren Organe und die Verrichtungen derselben kann man anfangs ein undifferenzirtes Stadium unterscheiden, welches der zoo-biographischen Richtung entspricht, nämlich eine vermischt anatomisch-physiologische. Es handelt sich hier um die g e s a m m t e i n n e r e L e b e n s g e s c h i c h t e der untersuchten Thiere. Offenbar konnte diese Richtung bezüglich der Insecten zwar auch einzelne ebenso glänzende, jedoch zunächst keine so umfassende Resul-

tate geben, wie bezüglich der höheren Thiere durch *Cuvier* erreicht wurden, und wie schon früher die zoo-biographische Erforschung des Aeussern der Insecten vorgelegt hatte; denn bei den Insecten traten viel grössere Schwierigkeiten der anatomischen Untersuchung entgegen. Als Repräsentanten dieser Richtung in der Entomologie könnten *Lyonet* (1762) und *Straus-Dürckheim* (1828) bezeichnet werden, der erstgenannte in Hinsicht seiner berühmten Untersuchungen über die Raupe der Weidenbohrer, der letztgenannte ebenso über den Maikäfer.

Die absolute Nothwendigkeit einer festen Unterlage von Thatsachen ohne jegliche Deutung gab Veranlassung, auch in der Anatomie zunächst rein descriptiv*) und systematisirend zu verfahren. Man beschrieb die präparirten Organe in Bezug auf Form, Farbe und sonstige Eigenschaften bei Arten, die aus ganz beliebigen Gründen gewählt wurden — weil sie entweder leicht zu untersuchen oder zu erhalten, allgemein bekannt, selten oder gross waren, — und brachte dann die verschiedenen Formen eines und desselben Organsystems in eine Art von Classification, mit speciellen Angaben, bei welchen Thierarten eine jede vorkommt. Man behandelte also, um eine Uebersicht zu gewinnen, die Organe der Insecten gerade so, wie sonst die Insecten selbst. Dies ist zum Theil in *Hegetschweiler's* (1822) Untersuchungen über die Genitalorgane der Fall, deutlicher aber in *J. Müller's* (1825, S. 585—604), *Burmeister's* (1832, S. 199, 217—219) und *Stein's* (S. 26—31) Systeme der Geschlechtsorgane. Ferner hat *Loew* (1841, 1848) sehr viel in descriptiv-anatomischer Hinsicht geleistet, und ein ausserordentlich reichhaltiges Material ist vom französischen Entomotomen *Léon Dufour* beigebracht, indem er Repräsentanten aller Insectengruppen planmässig und mit Berücksichtigung der meisten Organsysteme durcharbeitete; seine Arbeit bildet bis zu unseren Tagen eine der reichhaltigsten Quellen der Insectenanatomie. —

Jede Beschreibung muss aber an gewisse Benennungen der Objecte geknüpft werden. Den Thierarten selbst gab man nach den Principien der Binominal-Nomenclatur ihre, sonst zuweilen ganz arbiträr gewählten

---

*) Manchmal, und zwar von Seiten der Aerzte, wird das anatomische Studium des Menschen als „descriptive Anatomie" bezeichnet, etwa als Gegensatz zur vergleichenden Anatomie, welche Thiere zum Object hätte. Das Epithet bezieht sich indessen nicht auf das Object, sondern auf die Methode. Sogar bei experimentellen Untersuchungen ist der Verlauf der Processe zunächst nur descriptiv festzustellen, ehe sie erklärt werden können.

Namen und dachte sich dabei, was man wollte. In der Anatomie aber schlug man eine vergleichende Richtung ein, indem man hinter den Benennungen selbst eine Aequivalenz sich dachte. Die Richtungen, in welchen diese Aequivalenz gesucht wurde, bestimmten nun verschiedene Zweige, in welche die ältere anatomisch-physiologische Forschung bald zerfiel.

Zunächst wollen wir das rein **physiologische** Gebiet für sich betrachten, weil hier selbstständige Fragen und Ziele uns entgegentreten. Wie öfters der Fall ist, zieht die Lebenserscheinung an und für sich unser Interesse lebhafter an, als der Körpertheil, wo sie zum Vorschein kommt; und ferner, je unbegreiflicher eine Lebensäusserung ist, je mehr spannt sie die Neugier. Es scheint uns daher charakteristisch, dass schon der erste Entomotom, *Malpighi*, unter anderen Fragen auch das am tiefsten eingehüllte physiologische Problem — das der Zeugung — bei seiner Dissection des Seidenschmetterlings in Betracht gezogen hat. Er versuchte sogar künstliche Befruchtung zu Stande zu bringen, jedoch erfolglos. Mit besserem Erfolge arbeiteten *Spallanzani* (1785) und *J. Hunter* (1790), nachdem die Spermatozoen entdeckt waren. Als fernere Beispiele des physiologischen Studiums der Insecten sind zu erwähnen *Audouin's* Entdeckung der Bedeutung der bursa copulatrix, ferner die seit *C. G. Carus* gemachten Beobachtnngen (1827—1847) über den Kreislauf des Blutes bei den Ephemeridenlarven, und die in unseren Tagen gemachten Untersuchungen, z. B. über die Mechanik der Bewegungen der Beine (*Graber*) und der Flügel bei den Insecten. —

Doch, wie schon erwähnt, empfahl *Malpighi* nicht nur die Verrichtungen, sondern auch den Bau des Körpers beim Menschen und bei den höheren Thieren durch „Analogismus der niederen" zu studiren. Darin lag unleugbar ein grosser Fortschritt zur Kenntniss der Anatomie. Ob aber der Fortschritt zunächst bei den höheren Thieren erfolgte, wie beabsichtigt war, oder bei den niederen selbst, ist kaum zweifelhaft. Zu jener Zeit waren nämlich die niederen Thiere noch sehr in Dunkel gehüllt; — der gegebene Anlass gestaltete sich demnach dahin, dass man das wenig Bekannte durch das beinahe Unbekannte begreiflicher machen wollte. Die Folge konnte füglich nur die umgekehrte werden, nämlich dass vorläufig der Bau der niederen Thiere eben durch die menschliche Anatomie erklärt werden musste. Für die Zootomie war dies allerdings in gewissen Beziehungen, z. B. bei höheren Thieren, ein Gewinn; aber zugleich waren auch bedeutende

Nachtheile unvermeidlich; denn je grösser der Abstand vom Menschen war, um so weniger passte die menschliche Schablone. Ging man aber dennoch von der Voraussetzung aus, eine Uebereinstimmung müsste stattfinden, so wurden die Organe der Thiere in die a priori gegebene Form einfach hineingezwungen.

So entstand in der Zootomie eine Richtung, welche in Bezug auf den Regress zur menschlichen Anatomie als die **anthropomorphische** bezeichnet werden kann.

Es versteht sich, dass diese Anschauungsweise, wenn sie vom Menschen herab bis zu sehr niederen Thieren festgehalten wird, am Ende sich selbst aufheben und Correctionen hervorrufen muss. Wie zäh sie sich aber doch aufrecht erhalten konnte, will ich an einigen Beispielen hier zeigen.

Als *Gaede* (1821, S. 328) klagte, dass man bei der übermässigen Zersplitterung der Gattungen oft zu grosses Gewicht auf kleine und unscheinbare Charaktere legte, welche die Forscher des vergangenen Jahrhunderts „für das, was sie sind, für Kleinigkeiten hielten", gab er ihr Ziel in folgenden Worten an: „in's innere Wesen zu dringen war ihr hohes Ziel; physiologische Resultate zu gewinnen, Aehnlichkeiten in den Erscheinungen des Lebens mit höheren Thieren zu gewahren, ihr ernstes Bestreben".

Noch deutlicher sagte der unermüdliche Entomotom *Léon Dufour* (S. 266): „Malgré l'enorme distance de l'homme à l'insecte, j'ai cherché les analogies organiques entre ce type suprème de la zoologie et ces petits êtres à l'étude desquels j'ai voué tous mes loisirs." Und in der Ueberzeugung der Richtigkeit seiner Voraussetzung bricht er erfreut aus: „Mes résultats ont dépassé mes espérances, et ma nomenclature entomologique n'offre que peu de différences avec celle de l'anatomie humaine ou des vertébrés".

Viele unserer wohlbekannten anatomischen Benennungen von Körpertheilen, z. B. bei Insecten, haben solchen Ursprung. Man denke nur an die Bezeichnungen maxilla, mandibula, coxa, trochanter, femur, tibia und tarsus beim Menschen und bei den Insecten: jeder Uneingeweihte würde wohl annehmen, die gleichen Benennungen kämen beim Menschen und Insecte ganz äquivalenten Körpertheilen zu; und doch kann von einer speciellen Homologie hier keine Rede sein, da schon die allgemeine fehlt, — mag dabei auch die Analogie noch so fest stehen.

Suckow (Geschl., S. 251—254) treibt den Vergleich der Geschlechtstheile der Insecten mit denen der höheren Thiere so weit, dass er sogar

fimbriæ, clitoris und corpora cavernosa, denjenigen der Säugethiere entsprechend, aufzufinden glaubte. Ferner deutet er die sog. Anhangsdrüsen des unpaarigen Ausführungsganges desselben Organsystems als „Uringefässe", nur in Folge eines unberechtigten Vergleiches mit den höheren Thieren; und auch *Burmeister* (S. 240) hat fast ganz gleiche Bezeichnungen vorgebracht.

So lange man mit den alten Naturphilosophen — und in Bezug auf die Insecten nach *Bonnet's* Beispiel — eine einzige allgemeine Stufenleiter der gesammten Natur annahm, in welcher die „präordinirten Formen" in continuirlicher Reihe verkettet waren, so war es natürlich, dass in dieser Weise der Mensch, als höchster Typus, zum Modell bei der anatomischen Deutung der übrigen Thiere gewählt wurde. Diese Wahl erschien aber doch bedenklich, sobald man auf Organe und Functionen stiess, die beim Menschen gar nicht aufzufinden sind, und doch für gewisse Thiergruppen ganz wesentlich zu sein scheinen. Es lag dann am nächsten, mehrere Reihen — die thierischen Typen — im Thierreich anzunehmen, welche in sich homogen wären. So gab die anthropomorphische Auffassung einer anderen Platz, die viel richtigere Vergleichungen gestattete, und welche mithin als ein Fortschritt bezeichnet werden muss. Wir möchten diese Modification als die typomorphische Anschauungsweise bezeichnen; denn auch hier wurden in charakteristischer Weise innerhalb jedes Typus hochdifferenzirte Thierformen als Schema benutzt. Beinahe dieselben Vortheile und Nachtheile traten dadurch auf, wie vorher, die letztgenannten jedoch im kleineren Maassstabe.

Ich erlaube mir Beispiele direct aus dem Gebiete meiner Fachfrage vorzulegen.

Am Endabschnitte des Geschlechts-Ausführungsganges finden sich verschiedene innere Anhänge; in anthropomorphischer Richtung wurden diese zunächst als den harnbereitenden Organen (wie schon oben angegeben) und den Schleimdrüsen der Wirbelthiere entsprechend aufgefasst, wie es *Suckow* (Geschl.), *Burmeister* (1832, S. 157) und noch *L. Dufour* (1834, glande sébifique, sérifique) gethan haben. Indessen gebührt schon *Audouin* (1825) und später *v. Siebold* (1837, S. 392—433) der Verdienst, sie als eigenartige Organe zuerst anerkannt zu haben: beim Weibchen der Insecten nimmt die bursa copulatrix das Begattungsglied, hingegen das receptaculum seminis den Samen bei der Paarung auf, und beim Männchen liefern gewisse Drüsen das Material für die Spermatophorenbildung; endlich liefern bei beiden Geschlechtern noch

andere Drüsen sonstige für die Paarung nöthige Secrete. Von nun an fasste man den so complicirten Apparat — in typomorphischer Richtung — als typisch für die Insecten überhaupt auf: man wollte überall sämmtliche diese Theile des Geschlechtsapparates wiederfinden, weil sie bei den höchstentwickelten aufgewiesen waren. Fand man irgendwo einen derselben nicht, so war dies nur ein Zeichen der Armseligkeit dieser Gruppe, welches ihr das Interesse zum Theil entzog; fand man gar keine Anhänge, wie es bei den Ephemeriden der Fall war, so zweifelte man an der Genauigkeit seiner eigenen Beobachtungen (*Burmeister*, siehe unten Cap. 2), oder auch wurden solche uninteressante Thiere in dieser Beziehung nicht weiter berücksichtigt. Endlich: fand man — wie ich noch zeigen werde — gar keinen gemeinschaftlichen ductus ejaculatorius (einfach weil keiner existirt), dann gab man, in Folge typomorphischer Vorurtheile, einen solchen gleichwohl an (*L. Dufour*), zeichnete ihn sogar ab, — er sei aber nur „äusserst kurz"!

Charakteristisch für die nun dargestellten Forschungsarten war ihre Methode das Höhere, das Differenzirtere als Ausgangspunkt zu nehmen und das Niedere, Undifferenzirtere danach zu erklären. Sie leiteten in leicht erklärlicher Weise zum Ueberschätzen der „interessanten", weil complicirten höheren Formen jedes Typus, und zum Unterschätzen der unansehnlichen, weil einfacheren niederen Formen. Und dies wurde das Resultat, handelte es sich um Sammeln, um Beobachten der Lebensweise oder um das Studium der äusseren oder inneren Körpertheile, und davon wurde die Wahl der Thiergruppen als Untersuchungsobject ebenfalls beeinflusst. Diese Richtungen haben also der Forschung auch Schaden mitgebracht.

Worin lag nun der Grund, dass die genannten beiden Forschungsrichtungen — die anthropomorphische und die typomorphische — nachtheilige Resultate mit sich brachten? Keineswegs darin, dass man die Organe nach denjenigen der Modelle benannte, denn die Namen sind gleichgültig, wenn sie nichts bezeichnen sollen. Vielmehr aber lag das Nachtheilige in den Vergleichsgründen, welche hinter diesen Namen steckten. Man ging von der Voraussetzung aus, dass gleiche Functionen eine vollständige Gleichwerthigkeit der Organe der verglichenen Körper involviren. Man suchte, wie oft gesagt, den „Analogismus", und fand in der That das Gewünschte — Analogien, physiologische Aequivalenzen, aber nicht anatomische.

Dies würde nun weiter keine gefährlichen Folgen gehabt haben, wenn man sich nicht hätte verleiten lassen, aus seinen physiologischen

Vergleichungen ganz andere — morphologische — Schlussfolgerungen zu ziehen. Damit drohte es nämlich mit der Selbstständigkeit beider Disciplinen aus zu sein. Welche verrückte Anschauungsweise aus einer derartigen Verwechselung von Gesichtspunkten in Prämissen und Conclusion resultiren kann, wird schon ein einziges Beispiel aus dem Fache erläutern.

Suckow (Geschl., S. 259) fügte zu seiner oben erwähnten Darstellung der Geschlechtsorgane der Insecten einen Vergleich derselben mit dem Darmcanal (!): „Die zwei Trompeten mit den angehefteten Eierröhren ähneln so sehr zwei Polypen, welche an einem gemeinschaftlichen Stiele, dessen Stelle die Scheide vertritt, festsitzen, dass hieraus schon Aehnlichkeit in der Verrichtung der Verdauungsorgane auf einer niedern Stufe hervorgeht, welche sich auch in den vollkommneren Verdauungswerkzeugen nachweisen lässt.“ Die Nahrung dieser „Polypen“ wird nämlich von den Eiern repräsentirt, die Fangarme durch die Fimbrien, der Magen durch die Trompeten, und der Darm durch die Scheide; ferner, wie der Mund die Speisen ergreift und sie dem Schlunde übergiebt, saugen die Hoden ihre Flüssigkeit aus dem Chylus und bringen sie als Nahrung den Samenleitern und diese den Samenblasen hinzu, u. s. w. — Wie ersichtlich, resultiren aus solchen Vergleichsgründen am Ende nur träumerische Phantasien. —

Soll mithin das anatomische Studium der Thiere irgendwie **selbstständige** Ernte abgeben, so müssen die Vergleichsgründe nur aus dem Gebiete der Anatomie selbst kritisch gewählt werden. Die Organe selbst, oder die Einzelformen eines und desselben Organs, dürfen nur nach ihren gegenseitigen anatomischen Beziehungen, resp. ihrer Entwickelungsweise — also **vergleichend-anatomisch** und **embryologisch** — beurtheilt werden. Keine Analogien, sondern **Homologien**, **rein anatomische Aequivalenzen**, sind aufzusuchen.

Gerade dieses war es wohl, was den älteren Anatomen vorschwebte, als sie meinten, der Bau des Menschen und der höheren Thiere dürfte durch Erforschung des Baues und der Verrichtungen der niederen erklärt werden. Gerade dieses war schon den fernsehenden Forschern am Eingange unseres Jahrhunderts, wie einem *Geoffroy St. Hilaire*, *Lamarck* und *Goethe* klar, vielleicht mehr aus rein logischen Gründen, als aus eingehenden, empirischen Specialuntersuchungen. Letztgenannter Grund für die hervorgehobene Unabhängigkeit der anatomischen Deutung eines Organs von dessen Functionen trat fester auf bei *Cuvier*, *Meckel*, *v. Baer*, *Rathke*, *J. Müller*, *Owen* und *Savigny*. Später haben

ferner *v. Siebold, Leuckart, Weismann* und *Milne-Edwards* diese Anschauungsweise weiter erhärtet. Schliesslich haben *Darwin, Huxley, Gegenbaur* und *Haeckel* der Morphologie die ihr gebührende Stellung endgültig gesichert; am klarsten ist daher die **morphologische** Forschungsrichtung von den Letztgenannten festgestellt worden*).

In der Entomologie kann man die ersten morphologisch richtigen Combinationen schon darin erkennen, dass *Swammerdamm* und seine Nachfolger die Entwickelungsstadien der Metamorphose richtig deuteten und die davon abhängigen allgemeinen Körpergestaltungen verschiedenartiger Insectengruppen in gesunder Weise verglichen. Bestimmter trat die Richtung auf, als *Savigny* (1816) seine für die Erkenntniss der Gliederfüssler epochemachende Extremitäten-Theorie mittheilte, worin die morphologische Gleichwerthigkeit der Mundtheile und der Beine als Gliedmaassen sowie die Vergleichbarkeit derselben unter den verschiedenen Gruppen nachgewiesen wurde. Vervollkommnet durch Viele bildet diese Auschauungsweise noch heute eine Grundlage für die Morphologie der Arthropoden, wenn sie auch immer noch in Einzelnem zu verbessern ist. Dieser Theorie zur Seite steht die ebenfalls grundlegende Lehre von der Segmentation des Körpers und die dabei in divergirenden Gruppen oft inkongruent hervortretenden Heteronomien.

Neben diesen morphologischen Hauptfragen steht dann eine Masse von relativ kleineren, woran berühmte Namen angeknüpft sind, die es hier doch erlaubt sei nicht aufzuzählen. Nur aus dem Felde des Specialfaches dieser Arbeit mögen wenige genannt werden, wie *Straus-Dürckheim's* (1828) bekannte Anatomie des Maikäfers, *J. Müller's* (1837), *Stein's* (1847) und *Lacaze-Duthiers'* (1849—53) Untersuchungen über die weiblichen Geschlechtsorgane der Insecten. Ferner dürfte hier noch zu erwähnen sein *Th. Williams'* (1858) Entdeckung der Segmentalorgane bei den Würmern — Organe, die bekanntlich heut zu Tage den Morphologen ein überaus grosses Interesse darbieten zur Aufklärung von Organisationsverhältnissen sowohl bei Evertebraten als Vertebraten, — sie werden nämlich mit der Zeit wohl in directen Connex mit dem Thema des vorliegenden Schriftchens gebracht werden.

---

*) *Gerstaecker* (Kl. und Ordn. d. Thierr.; Arthrop.; 1866 S. 9) bezieht die „morphologische Forschung“ nur auf das Aeussere (Gliedmaassentheorie, Segmentation etc.), und lässt die „anatomische Forschung“ das Innere aufklären. Wie wenig dieses mit dem Begriffe der heutigen Morphologie sich vereinigen lässt, wird aus *Gegenbaur's* Darstellung dieses Begriffes im Morph. Jahrb. I (1875, S. 1—19) deutlich hervorgehen.

Endlich will ich nicht unterlassen eine morphologische Frage als Beispiel anzudeuten, welche sich der Lehre von der Metamorphose nahe anschliesst, und für die Entomologie der Zukunft sich ebenso fruchtbar erweisen wird, wie sich *Fritz Müller's* Lehre von den Nauplius- und Zoea-formen der Crustaceen für die Carcinologie schon erwiesen hat. Ich meine die zuerst von *Brauer* (1869) und dann auch von *Lubbock* (1873) und *Packard* (1873) gegebenen Gründe für die Vergleichung der verschiedenen Larvenformen der Insecten. Wenn einmal die Entomotomen erkennen werden, welchen Leitfaden bei jeglicher Untersuchung diese Anschauungsweise ihnen darbietet, so werden sie sich wohl lieber zu den bescheidenen, niederen, Campodeenähnlichen Gruppen wenden als zu den höheren; unter den Insecten spielen nämlich jene dieselbe Rolle, wie unter den Vertebraten die Urodelen, Selachier und Amphioxus. Man wird dann auf Thatsachen stossen, die in genetischer Beziehung grössere Tragweite besitzen, als diejenige, welche im „Curiositäten-Cabinet“ eines hoch differenzirten Insectes so interessant und verlockend uns entgegentreten.

Diese vergleichend-anatomische Forschung wird, wie schon angedeutet, durch die Bestrebungen der **embryologischen** vervollständigt, indem diese bisweilen die Ergebnisse der ersteren controllirt und bestätigt, bisweilen zu neuen Problemen eigenartiger Natur Anlass giebt.

Auch in Bezug auf die Insecten liegen hier wichtige Fragen vor, welche zu beantworten *Zaddach, Kowalevski, Metschnikow, Bütschli*, die Gebrüder *Hertwig, Balfour* u. A. bestrebt waren; was speciell die Geschlechtsorgane angeht, sind noch die Untersuchungen von *Herold, Leuckart, Weismann, Ganin, Bessels, Al. Brandt*, u. A. zu nennen.

Die embryologischen Untersuchungen und, wie leich ersichtlich, manchmal auch die gröberen vergleichend-anatomischen, sind wenigstens aus technischen Gründen, nahe mit den **histologischen** Bestrebungen verbunden, ja fallen sogar bei den niedrigsten Thieren damit fast zusammen. Bezüglich der Insecten sind bekanntlich werthvolle Untersuchungen, z. B. über quergestreifte Muskeln, angestellt; speciell die Geschlechtsorgane sind von *Leuckart, Leydig, Al. Brandt* u. A. berücksichtigt worden.

Es bleibt nun zum Schluss übrig diejenige Forschungsrichtung zu erwähnen, welche die jüngste ist, weil sie der breiten Basis aller anderen bedurfte und gewissermaassen ihrem Gesammtresultat einen Ausdruck geben will, die **phylogenetische.** Zwar hat man in Jahrhunderten über Verwandtschaft der Organismen gesprochen, dies Wort ist aber bei der überaus

grössten Zahl von Zoologen nur bildlich, metaphorisch, benutzt. Denn solch eine Anschauungsweise kann bei den Anhängern ewig „constanter“ Arten überhaupt gar nicht anders erklärt werden. Je mehr aber die Theorie der allmäligen Entstehung der Arten nach *Darwin's* Auftreten in immer weiteren Kreisen erhärtet wurde, wurde auch der Zwang beseitigt, die „Verwandtschaft“ nur als Bild zu betrachten. *Darwin's* Idee einer wahren, durch Abstammung entstandenen Verwandtschaft der Organismen gab *Haeckel* Anlass einen weiteren kühnen Schritt zu wagen, indem er einen Entwurf der phylogenetischen Ableitung aller Organismen gab und die Stammbäume derselben zu construiren versuchte. Nicht nur die Arten und Einzelgruppen sind hier verwandt, sondern auch die, vorher als isolirt betrachteten, thierischen Typen sind phyletisch abzuleiten. Und der Zusammenhang der divergirenden Abzweigungen wird eben das natürliche System der Organismen darstellen.

In schroffem Gegensatze zu der anthropomorphischen und typomorphischen Anschauungsweise wird die morphologische, wie auch die darauf gegründete phylogenetische Forschungsart dadurch charakterisirt, dass die einfacheren Formen von Thieren und Organen als Ausgangspunkt genommen und die complicirteren danach erklärt werden; diese werden als aus jenen durch zunehmende Complication entstanden gedacht. Erst so wird man „den Bau der höheren Thiere durch dessen Homologismus mit der niederen“ in der That erklären können. Das descriptive Material — über äussere wie innere Organe — muss also morphologisch behandelt und zu morphogenetischen Schlussfolgerungen verwerthet werden.

Die Morphogenese aber verlangt als Supplement auch eine Physiogenese: die Functionen der Organe müssen sich nämlich parallel mit dem Baue, sowohl beim Individuum wie bei Thiergruppen, vervollkommnet d. h. complicirt haben. Indessen, gerade wie die Morphogenese die descriptive Kenntniss des Baues voraussetzt, so kann die Physiogenese nur auf descriptiv festgestellten physiologischen Thatsachen gegründet werden. Vorläufig ist doch der Verlauf sogar einfacherer physiologischer Processe bei den verschiedenen Thieren, zumal bei niederen, nicht einmal descriptiv genau bekannt, geschweige denn ihre höheren animalischen Functionen, wie sie bei der Lebensweise der Thiere sich uns zeigen, in genügender Weise untersucht worden. Das Material muss noch gesammelt werden; aber auch dies muss mit der bewussten Absicht geschehen, die Thatsachen womöglich physiogenetisch

zu verwerthen. Ein Ausgangspunkt zu solchen Verwerthungen wird die seit lange keimende Lehre vom Functionswechsel ergeben. Darüber ist aber, gegenwärtig noch wenig Exactes festgestellt, wenn auch viel sich ahnen lässt.

Zusammen genommen werden die Morphogenese und die Physiogenese die wahre biologische Forschungsart der Zukunft begründen, wozu heute das Material gesammelt und verarbeitet wird. Diese biologische Forschung zielt also auf Fragen, die viel tiefer liegen, als diejenige, welche häufig genug dieselbe Bezeichnung in Anspruch nimmt. Sie wird stets parallel mit der phylogenetischen Forschung verlaufen.

Diese in der Zukunft reifenden Forschungsrichtungen werden unübersehbare Ernte bringen. Aber auch sie können, in ihrem Anfang unrichtig gefasst, irre leiten. Sie behandeln die schwierigsten zoologischen Fragen und müssen demnach gründliche Kenntnisse und reifes Urtheil voraussetzen. Nicht jeder Unberufene darf hier mitsprechen; und schon das wissenschaftliche Thema populär darzustellen erfordert eigene Erfahrung als Forscher. Allerdings können Compilationen leicht gegeben, wie auch leicht gelesen werden, und den Theorien in weiten Kreisen Anerkennung bereiten: der qvantitative Reichthum populärer Darstellungen mag dann Manchem als erfreuliche Zeugnisse des Fortschrittes der Wissenschaft erscheinen. Aber der Schein ist trügerisch; denn die wissenschaftliche Theorie selbst wird dadurch nur in geringem Maasse befördert, vielmehr kann diese Beförderung verhängnissvoll werden. Wenn der Dilettantismus populärer Schriften mit ernsthafter mühvoller Forschung verwechselt wird, läuft nämlich die Bedeutung der Zoologie als Wissenschaft Gefahr, in ebenso verkehrter Weise aufgefasst und danach beurtheilt zu werden, wie dies oben (S. 5—6) mit Bezug auf die gedankenarme Form von descriptiver Forschung dargestellt wurde, — ja vielleicht noch mehr, denn die letztgenannte bringt wenigstens doch Thatsachen hervor.

Das phylogenetische System einer so vielseitig gestalteten Thiergruppe, wie die der Insecten, wird noch lange auf sich warten lassen. Zwar hat es allerdings nicht an einem Versuche gefehlt die „Phylogenie der Insecten" zu entziffern und das „Protentomon" seiner „unverdienten Vergessenheit zu entreissen". Indessen ist ein Versuch des Schülers, ja sei es auch des Meisters selbst, die Körperform, welche das Urinsect besass, eben nach der Theorie der Phylogenie zu construiren keineswegs ein Nachweis der Wahrheit dieser Theorie, keine Realisation des grossartigen Programmes bezüglich der fraglichen Thier-

gruppe. Denn der Mond lässt sich nun einmal nicht schon mit Händen greifen.

Die Theorie einer Phylogenie auch für die Insecten naturwissenschaftlich zu begründen, kann nur Aufgabe einer Mehrzahl selbstständig forschender Arbeiter sein. Es muss jedes Organsystem, äusseres wie inneres, vergleichend-anatomisch und embryologisch durch möglichst viele Gruppen, und vor allem die weniger differenzirten, untersucht werden. Es wird daraus hervorgehen in wie weit Formen von Organen oder Organe selbst, die wir jetzt homolog nennen, in der That monophyletisch entstanden, also homophyl sind, oder ob sie nur als homomorphe Endresultate polyphyletisch sich entwickelt haben. Erst das Gesammtresultat dieser und ähnlicher exacten Untersuchungen mit Schlussfolgerungen wird das natürliche System, die Phylogenie der Insecten enthüllen.

Die entomologischen Forscher haben den Geschlechtsapparat der Insecten von zwei verschiedenen Seiten her untersucht. Für einige waren die äusseren Anhänge der Hauptgegenstand ihrer Untersuchungen, für andere die inneren Organe. Jene sind gewöhnlich der descriptiv-systematischen, diese einer der anatomischen Forschungsrichtungen gefolgt. Relativ wenige haben sich, wie *Straus-Dürckheim* und *Lyonet*, mit beiden Theilen dieses Organsystems zugleich befasst; weil sie aber dann noch mit allen anderen Systemen arbeiteten, konnten sie begreiflicherweise nur einzelne Arten berücksichtigen. Und ihre Untersuchungen konnten also keine erheblichere morphologische Tragweite direct erlangen.

Beide die genannten Untersuchungsgebiete des Geschlechtsapparats gehen an der äusseren Geschlechtsmündung in einander über; und demnach — konnte man annehmen — dürfte die Kenntniss eben dieses Abschnittes schon um so fester sein. In der That aber kann auch das Umgekehrte daraus resultiren, nämlich wenn beide Forscher eben daselbst etwas als unwesentlich übersehen. Ebenso wird man, wenn beide Forscher gewisse Befunde von ungleichen Gesichtspunkten aus betrachtet haben, und man ihre Resultate dennoch combinirt, die gefundenen Organe homologisiren ohne dass die verschiedenen Ausgangspunkte auffällig werden. Dann muss das herauskommende Resultat verkehrt werden, und die Confusion ist fertig.

Mit Recht hat also *Kraatz* (1881, S. 122) die Bemerkung gemacht, dass bezüglich der äusseren Geschlechtstheile keine kritisch bestimmte Terminologie noch existirt. Und *Lindemann* (1875, S. 196) erwähnt ebenfalls mit Recht, dass „die untersuchten Insecten zu verschieden waren, so dass es unmöglich war, selbst die Homologien der Theile festzustellen".

Bezüglich der inneren Organe hingegen scheint man die Schwierigkeiten bei der Homologisirung nicht so hoch erachten wollen. Es dürfte aber doch nöthig sein, auch hier vorsichtig zu Wege zu gehen. Demnach scheint es der Mühe werth zu sein gerade die Ausmündungsweise des inneren Geschlechtsapparats einer morphologischen Prüfung zu unterziehen.

In der Absicht, die **Fragestellung** einer solchen Untersuchung in genügender Weise zu bestimmen, dürfte es uns vorerst obliegen, über die allgemein bekannten Grundzüge des uns interessirenden Organsystemes zu referiren, und zwar nicht nur bei den Insecten, sondern in der Kürze auch bei ihren nächsten Verwandten.

Alle Forscher, welche die inneren Geschlechtsorgane der Insecten besprochen haben, sind in der *allgemeinen* Beschreibung derselben einstimmig. Dieses gilt sowohl von denjenigen, welche, wie *Hegetschweiler* (1820), *Suckow* (1828), *J. Müller* (1837), *Loew* (1841, 1848) und *Berlese* (1882), diesem Organsysteme specielle Untersuchungen gewidmet haben, als auch von den als Grundleger der Entomotomie zu betrachtenden Forschern *Lyonet* (1760, 1832), *Straus-Dürckheim* (1828) und *Léon Dufour* (1834); — ferner denjenigen, welche in grösseren entomologischen Werken oder selbstständigen Arbeiten die Anatomie der Insecten überhaupt dargestellt haben, wie *Burmeister* (1832, I, S. 195—241), *Brullé* (1835—40, S. LII—LXIII), *Gerstaecker* (1866, S. 132—164), *Graber* (1877, I, S. 369—403) und *Camerano* (1882, S. 208—218). Ausserdem stimmen damit überein die Handbücher der vergleichenden Anatomie von *Cuvier* (1810, IV, S. 587—599), *C. G. Carus* (1818, S. 631—634), *Straus-Dürckheim* (1843, S. 116—119), *Leuckart* (1847, S. 106—128), *v. Siebold* (1848, S. 633—663), *Bergmann* und *Leuckart* (1852, S. 578—584), *Milne-Edwards* (1870, IX, S. 166—222), *Huxley* (1878, S. 366—368) und *Gegenbaur* (1878, S. 317—322), — und endlich noch alle Handbücher der Zoologie, welche mir vorgekommen sind, und von denen ich hier nur die deutschen von *v. d. Hoeven* (1850, I, S. 254—262), *Vogt* (1851, I, S. 540—542), *Carus* und *Gerstaecker* (1863, II, S. 25—27), *Claus* (1876, S. 622—624; 1883, S. 482), und *v. Hayek* (1881, S. 190—195), zu nennen mir erlaube.

Demnach sind beim **männlichen** Geschlechte folgende Haupttheile dieses Organsystems zu unterscheiden: zwei Hoden (*testes*), die zu beiden Seiten (oder unter sich verwachsen) im Hinterleibe liegen und aus Hodenfollikeln bestehen; letztere münden in die ebenfalls paarig vorhandenen Samenleiter (*vasa deferentia*), welche bisweilen als langgestreckte Röhren zu besonderen Nebenhoden (*epididymides*) zusammengeknäuelt sind. Die beiden Samenleiter vereinigen sich endlich zu einem unpaarigen Samenausspritzungsgang (*ductus ejaculatorius*), aus welchem der Samen nach aussen entleert wird. Als Erweiterung oder Blindsack, entweder an jedem Samenleiter für sich oder an ihrem gemeinschaftlichen Endabschnitte, findet sich ferner oft eine Samenblase (*vesicula seminalis*), wo der Samen vorläufig bewahrt wird. Diesem wird oft noch das Secret einiger accessorischen Drüsen (*glandulæ mucosæ*) beigemischt, entweder schon in den Leitern oder erst in dem Endabschnitte. Der Ductus ejaculatorius bringt endlich die Samenflüssigkeit durch das ebenfalls unpaarige Begattungsglied (*penis*) dem Weibchen bei der Paarung bei; oder auch, es schliesst das erstarrende Secret gewisser accessorischen Drüsen kleine Quantitäten der Samenflüssigkeit in Kapseln, Spermatophoren, ein, durch deren Uebertragung auf das Weibchen die Befruchtung vollbracht wird.

Beim **Weibchen** finden sich folgende Abschnitte des Geschlechtsorgans: die beiden Eierstöcke (*ovaria*) sind anfangs zwei Zellenmassen, zerfallen aber bei der Entwickelung ihrer Eier in einzelne Eifollikel, welche als Keimfächer (*ovariola*) am Ende der sich verlängernden Eiröhren sitzen. Letztgenannte Röhren sind in Eifächer getheilt, welche je ein Ei enthalten; sie münden sämmtlich in die paarigen Eileiter (*tubæ*), deren vorderes Ende oft zu einem Eikelch (*calyx*) erweitert ist. Die beiden Eileiter vereinigen sich zu einem unpaarigen Eiergang (*oviductus*), welcher durch die etwas weitere Scheide (*vagina*) und die äussere Geschlechtsmündung (*vulva*) nach aussen führt. In die Scheide münden oft einige Schleimdrüsen (*glandulæ sebaceæ*); als solche bezeichnete man früher auch die nunmehr als Begattungstasche (*bursa copulatrix*) und Samentasche (*receptaculum seminis*) erkannten Ausstülpungen der Scheide, von welchen jene bei der Begattung das Copulationsorgan aufnimmt und diese den aufzuhebenden Samen empfängt.

Das Organsystem mündet nach aussen an der Spitze des Hinterleibes (ausser bei den Strepsipteren) entweder gemeinschaftlich mit dem Darme in eine Art Cloake, oder kurz vor dem After an der Ventral-

seite. Die Mündung des Weibchens wird gewöhnlich hinter dem 8. Segmente angegeben. Sowohl beim Männchen als beim Weibchen sind ausserdem verschiedene äussere Organe vorhanden, die bei der Begattung und beim Eierlegen eine Rolle spielen.

Allerdings können bei einzelnen Arten oder Arten-Gruppen ein oder mehrere dieser Abschnitte fehlen, speciell die Ausstülpungen der Ausführungsgänge oder ihres Endabschnittes. Immer sollen aber, nach allen Angaben, die beiden Gänge sich zu einem unpaarigen Endabschnitte vereinigen; dieser soll gewöhnlich eine derbe rauhe Chitinhaut und starke muskulöse Wände besitzen.

Demnach hat auch *Paul Mayer* (S. 130) die Phylogenie der Insecten von einem Protentomon abgeleitet, dessen „Genitalien aus paarigen Keim- und Anfangsdrüsen und einem unpaaren Ausführungsgang bestanden. Das atrium genitale lag zwischen dem 8. und 9. Ventralringe des Abdomens. Primäre sexuelle Charaktere existirten in Gestalt eines chitinisirten Penis beim Männchen und einer chitinisirten Scheide beim Weibchen; secundäre fehlten wahrcheinlich durchaus."

Von dieser Regel für die Organisation der Geschlechts-Ausführungsgänge bei den Insecten kenne ich aus der Literatur nur eine einzige — oder wollen wir sagen zwei – Ausnahmen: nach *Meinert* soll nämlich die Gattung *Labidura* unter den *Forficuliden* paarige ductus ejaculatorii besitzen, welche jedoch aus einer unpaarigen Samenblase entspringen. Ich werde diese Ausnahme weiterhin eingehender besprechen. Die zweite Ausnahme ist die *Chironomus*-Puppe; *Graber* (S. 377) erwähnt sie nämlich mit den Krebsen und Tausendfüsslern als Beispiele paariger Ausführungsgänge bei den Arthropoden.

Bei den **Thysanuren** — wenn man sie von den Insecten trennen will -- waltet derselbe Typus der Ausführungsgänge ob, wie bei den Insecten: sie vereinigen sich nämlich zu einem unpaarigen Endabschnitte.

Unter den **Myriopoden** hingegen finden sich zwei verschiedene Typen, je einer in jeder Hauptabtheilung. Die **Chilopoden** schliessen sich den Insecten an, indem ihr Endabschnitt der Geschlechtsgänge unpaarig ist. Die Mündung liegt ebenfalls an der Spitze des hinteren Körpertheiles. Das Männchen hat keine Begattungsorgane, sondern führt den Samen durch Spermatophoren über.

Bei den **Chilognathen** dagegen sind die Hodenfollikel theils zu zwei, theils zu einer unpaarigen Hode verbunden; in jenem Falle anastomosiren die Vasa deferentia oft durch Querverbindungen. Die

paarigen Gänge verbleiben aber paarig bis zu ihren Mündungen. Der Eierstock ist einfach, wie auch der Oviduct, jedoch sind zwei Ausführungsgänge vorhanden. Die Mündungen der Geschlechtsgänge sind indessen nicht am hinteren Körperende gelegen, sondern vorne, an den Hüftgliedern des zweiten oder dritten Fusspaares. Als Copulationsorgane dienen die umgestalteten Füsse des siebenten Segmentes.

Bei den **Arachnoideen** sind die Ausführungsgänge allerdings überhaupt zu einem unpaarigen Gange oder einer einzigen Mündung vereinigt (die allerniedrigsten Formen bilden Ausnahmen), aber die Lage ihrer Mündungen wechselt ziemlich bei verschiedenen Gruppen und unter den beiden Geschlechtern. Weil diese Gruppe indessen weniger directe Beziehungen zu den Insecten darbietet, wollen wir uns nur mit diesen geringen Andeutungen begnügen.

Auch die **Protracheaten** haben die paarigen Geschlechtsgänge zu einem unpaarigen Endabschnitte vereinigt, welcher unmittelbar vor dem Anus in der Medianlinie mündet. In Bezug auf die gleich zu erwähnende Entstehungsweise der Ausführungsgänge bei den Ringelwürmern ist daran zu erinnern, dass auch *Peripatus* fast ganz ähnliche Segmentalorgane hat, wie diese; jedoch ist, meines Wissens, keine genetische Beziehung derselben zu den Geschlechtsgängen nachgewiesen.

Bekanntlich sind bei den höheren **Crustaceen** die Ausführungsgänge der Geschlechtsorgane paarig bis zu den beiden Mündungen hin, welche an den Hüftgliedern gewisser Fusspaare gelegen sind; als Copulationsorgane dienen umgestaltete Extremitäten. — Unter den niederen Classen sind jedoch die Gänge oft zu einem Endabschnitte vereinigt.

Weil die Tracheaten genetisch mit keinem anderen Thierstamme zu verbinden sind, als mit den **Würmern**, sind uns deren Geschlechtsapparate von grossem Interesse, und speciell derjenige der *Anneliden*. Bei denselben sind die Sexualdrüsen Wucherungen der peritonealen Bekleidung der Leibeshöhle, welche bisweilen zu traubenähnlichen Gebilden differenzirt sind. Sie sind nur in gewissen, je nach Art und Gattung verschiedenen, Segmenten vorhanden, und ihre Producte gelangen einfach in die Leibeshöhle selbst; von dort werden sie durch gewisse Paare von Segmentalorganen ausgeführt, welche zu dieser Function umgestaltet sind. Wie die übrigen Segmentalorgane stellen auch diese je in einem Segmente ein Paar (bei den *Capitelliden*, nach *Eisig*, mehrere Paare) röhrenförmige Schläuche dar, die mit der Leibeshöhle durch

einen Trichter communiciren und an der Oberfläche des Körpers seitlich münden. Bei verschiedenen Gattungen und Arten stehen sie verschiedentlich mit einer, bisweilen auch selbstständig ausmündenden, sogenannten Bojanus'schen Drüse in Verbindung, die mit dem Wassergefäss-System anderer niederen Thiere in genetischen Connex zu bringen ist (*Cosmovici*).

Auch bei den übrigen Würmern treten ähnliche Gebilde als Geschlechts-Ausführungsgänge auf; jedoch sind sie nicht segmental wiederholt, sondern gewöhnlich nur als ein einziges Paar vorhanden. Diese münden dann entweder, wie die obigen, paarig, oder sie vereinigen sich zu einem unpaarigen Endabschnitte; sie können auch verästelt sein und durch viele Trichter mit der Leibeshöhle in Verbindung stehen.

Aus dem gegebenen Referate geht hervor, dass die beiden Ausführungsgänge entweder durch einen unpaarigen Endabschnitt nach aussen münden (Insecten, Thysanura, Myriopoda chilopoda, die meisten Arachnoideen, die Protracheaten, gewisse Crustaceen und Würmer), — oder paarig bis zu den beiden Mündungen verbleiben (Myriopoda chilognatha, die niedrigsten Arachnoideen und Crustaceen, sowie verschiedene Gruppen von Würmern).

Wenn die Ausführungsgänge unter sich überhaupt homolog sind, so kann die hervorgehobene Verschiedenheit der Bildung keine ursprüngliche sein; vielmehr muss die eine Form primär sein und die andere die abgeleitete. Es tritt uns also die Frage entgegen: Wie sind die beiden Formen des Endabschnittes der Geschlechtsgänge, der unpaarige und der paarige, unter sich zu vergleichen und morphologisch zu erklären?

Es versteht sich, dass diese Frage in Bezug auf jede Gruppe für sich zu beantworten ist. Es giebt dann zwei Wege:

Vergleichend-anatomisch genommen handelt es sich darum, ob man Zwischenformen, womöglich innerhalb der fraglichen Thiergruppen selbst, aufzufinden vermag, durch deren Combination die Morphogenese erkannt werden könnte.

Ontogenetisch genommen handelt es sich darum, ob die embryologische Entwickelung der Ausführungsgänge bei der fraglichen Gruppe eine Erklärung gestattet.

Ich nun stelle mir die obige Aufgabe in Bezug auf die Insecten, und zwar mit Benutzung der vergleichend-anatomischen Untersuchungsmethode.

Vorläufige Untersuchungen haben erwiesen, dass die Gruppe der *Ephemeriden* zur Beantwortung der Frage sehr wesentliche Aufschlüsse giebt, und u. A. spricht dafür auch die angegebene Abwesenheit jeglicher accessorischen Anhänge des Endabschnittes. Ich werde demnach diese Gruppe zuerst aufnehmen. Für diese Wahl sprechen noch andere Gründe, die ich schon oben (S. 14) erwähnt habe. Die *Ephemeriden*, oder die *Orthoptera amphibiotica* überhaupt, gehören nämlich zu den campodeenähnlichen Insecten, bei welchen die Grundform des Körpers wohl am wenigsten umgestaltet worden ist. Und sie sind unter ihren Verwandten noch deswegen in eine der ersten Reihen zu stellen, weil sie im Larvenstadium nicht nur an den thoracalen Segmenten, sondern auch an den Hinterleibssegmenten Anhänge besitzen, die mit grosser Wahrscheinlichkeit als Gliedmaassen zu deuten sind. Sie scheinen also in Bezug auf diese fundamental wichtige Frage auf einer sehr niedrigen Stufe zu stehen, und sie lassen demnach in morphologischer Hinsicht wichtige Ergebnisse erwarten.

2. Berichte früherer Autoren über die Geschlechtsorgane der Ephemeriden.

Obgleich eine Art dieser Familie zu den am frühesten, schon vor mehr als zwei Jahrhunderten, anatomisch untersuchten Insecten gehört, und obgleich die Liste *(Eaton)* von Arbeiten, welche bis 1871 diese Gruppe mehr oder weniger berühren, deren schon über zweihundert aufzählt, ist die innere Organisation dieser Insecten bis vor kurzem noch relativ wenig bekannt geblieben, und ist es noch heute besonders in Betreff der Geschlechtsorgane.

Wir wollen unsere Referate, wie auch die eigene Untersuchung, in zwei Abschnitte theilen, *a)* über die männlichen und *b)* über die weiblichen Organe.

a) Die männlichen Geschlechtsorgane.

Der erste Beobachter der inneren Geschlechtsorgane der Ephemeriden war *Swammerdamm.* Schon in Jahre 1670 entdeckte er (Bib., 1752, S. 108) im Hinterleibe des Männchens von *Palingenia longicauda* Ol. zwei längliche dünnhäutige gekrauste Schläuche, die zu beiden Seiten des Darmes lagen und eine sehr glänzende, milchartige Flüssigkeit enthielten; er bezeichnete sie als Samengefässe und bildete sie (Taf. XIV, Fig. 1, *f*) ab. Er fand ausserdem in den hintersten Segmenten zwei kürzere Schläuche (*d*), die sich vereinigten. Alle schienen ihm gemeinschaftlich mit dem Afterdarm nach aussen zu münden; jedoch, setzt der gewissenhafte Forscher vorsichtig hinzu, hatte er letzteres „so eigentlich nicht wahrnehmen können", — wie dies in der That auch nicht der Fall ist.

Alle Forscher, welche nachher dieser inneren Organe erwähnen, beziehen sich auf *Swammerdamm,* oder geben wenigstens nur seine Angaben wieder, — z. B. *Burmeister* (II, 2; S. 786) — bis endlich der unermüdliche Entomotom *Léon Dufour* (S 581) in seiner im J. 1834 der französischen Akademie der Wissenschaften vorgelegten inhaltsrei-

chen Arbeit einige neuere Beobachtungen gab, denen später *v. Siebold* (S. 657) die richtige Deutung ertheilte.

Auch *Dufour* sah bei „*Ephemera nigrimana*“ (eine Art *Heptagenia)* die zwei schon erwähnten „boyaux allongés“, an deren durchsichtigen Wänden er einige ziemlich regelmässig vertheilte Querstriche fand, die ich unten eingehender beschreiben werde. In diesen von *Dufour* als „testicules“ gedeuteten Schläuchen erkannte *v. Siebold* die beiden Samenleiter (vasa deferentia), deren obere Enden erweitert waren. Nach *Dufour* sollten diese vorne in einen Spiralfaden endigen „ou parfois aggloméré, garni de quelques boursoufflures unilatérales sphéroidales, auxquelles je n'ose pas donner une dénomination“. Auch diesen giebt *v. Siebold* ihre richtige Deutung, indem er sie als eine Menge rundlicher Hodenschläuche (testes) bezeichnet, welche den genannten Samenleiter vorne eine Strecke hin beerenförmig umgeben. Was den von beiden Autoren vorausgesetzten gemeinschaftlichen Ausführungsgang betrifft, so müssen sie darüber keine genügende Klarheit gewonnen haben. *L. Dufour* sagt jedoch: „le conduit déférent m'a paru *presque nul.*“ Beiden ist ferner die Abwesenheit etwaiger drüsiger Anhänge, wie vesicula seminalis, aufgefallen.

Obgleich *Al. Brandt* (S. 75—77) bei der Entwickelung der Sexualdrüsen von *Heptagenia fluminum* eigentlich diejenige der weiblichen Organe untersucht und dargestellt hat, bespricht er doch auch das männliche Geschlecht und giebt sogar eine Abbildung (Taf. I. Fig. 26, 27) von der Hodenanlage einer 5 Mill. langen Larve. Sie stimmt mit der Deutung *v. Siebold's* überein, welcher wir soeben erwähnt haben.

Dieses ist fast alles vas wir bei früheren Autoren in Bezug auf die inneren männlichen Geschlechtstheile gefunden haben. Es liegen aber über die äusserlich sichtbaren Theile zahlreichere Beobachtungen vor, Dank sei den vielen Forschern die zu descriptiv-systematischen oder zoobiographischen Zwecken die Ephemeriden studirt haben.

Swammerdamm war der Ansicht, die inneren Organe ständen in keiner Beziehung zu etwaigen äusseren Copulationsorganen, indem keine eigentliche Paarung stattfinde. Er hat indessen die bei *Palingenia longicauda* thatsächlich vorhandenen Organe nicht übersehen, sondern bespricht (S. 104) nicht nur „zwei krumm gebogne Anhänge, die an dem Weibchen so merklich nicht in die Augen fallen“, sondern auch beim Männchen „noch ein Paar andere Anhänge“.

Der berühmte französische Forscher *Réaumur* (VI, 494) hat bekanntlich im J. 1742 über die Lebensverhältnisse einer anderen Ephe-

meride, *Polymitarcys virgo* Ol., eine Menge von Beobachtungen vorgelegt, welche er in den Jahren 1738—1739 an der Marne und Seine machte. Am Männchen dieser Art fand auch er unten an der Spitze des Hinterleibes dieselben vier kurzen Anhänge, wie *Swammerdamm;* er bezeichnet sie als Geschlechtstheile, jedoch weniger genau mit den Worten, „qui semblent analogues aux parties données aux autres mâles pour saisir leur fémelles" *).

Auch *De Geer* (Fr. II, 2, S. 635; D. II, 2. S. 17) erkannte die Zangenhaken des Männchens von *Ephemera vulgata* und hat sie abgebildet. Er beobachtete ferner, dass bei leichtem Drucke zwischen den Grundtheilen der Zange ein kleiner Fleischtheil, wie ein Wärzchen, hervortrat, worunter er den männlichen Geschlechtstheil vermuthete.

Der erste, welcher dieses zwischen den Grundgliedern der Zange (Forceps) hervorragende Organ als penis bezeichnete, scheint *Burmeister* im J. 1839 gewesen zu sein (II, 2 S. 790). Obgleich für ihm diese Deutung abgemacht war, scheint doch der Monograph unserer Insectengruppe vom J. 1845, *Pictet*, Bedenklichkeiten gehegt zu haben. Er beschreibt nämlich genau (S. 58) die Zange, „les crochets", bei verschiedenen Gattungen und Arten, sowohl bei der Subimago als der Imago, bildet sie manchmal ab, und erkennt ferner ihre Function als Haltezange bei der Paarung an. Aber obgleich er ebenso genau auch der mittleren Anhänge erwähnt, nennt er sie (S. 59) „deux autres appendices beaucoup plus courtes, que j'appellerai appendices internes, et dont l'usage est peu apparent". Er glaubt sogar (S. 60), sie entsprächen morphologisch den inneren Anhängen des Weibchens (den Anallippen!), welche, nach seiner Meinung, die Eier tragen sollten; sie wären also beim Männchen nur functionslose Analogien.

Drei Jahre später, 1848, gab *Cornelius* diesen Gebilden ihre richtige Deutung, und zwar nach Beobachtungen an *Swammerdamm's* Art, *Palingenia longicauda,* in der Natur selbst. Er fand, dass nicht nur die Zange, sondern auch die „appendices internes" Pictet's schon bei der fertigen männlichen Nymphe (S. 20, Fig. 3 F) vollkommen ausgebildet war, beschreibt sie ferner bei der Subimago und Imago (S. 29, Fig. 4 H, *a*, *b*), und giebt von den letztgenannten eine sehr korrekte Abbildung (Fig. 4, J): „Von Gestalt sind sie nach oben etwas kegelförmig abgeplattet, mit stumpfer Spitze, die, nach Innen schräg abge-

---

*) *Réaumurs* Abbildung (Pl. 44. Fig. 11) lässt irrigerweise das letzte (postgenitale) Segment fast wie drei kleine Apicalsegmente erscheinen.

schnitten, die **Mündung einer Röhre** (Fig. 4. J, *a*, *a*) zeigt. — — Diese beiden Röhrchen, wie sie vorerst noch heissen mögen, stehen nach Oben gleich weit von einander ab, und sind etwas in die Höhe gekrümmt". — — „Diese sogenannten inneren Anhängsel des Männchens sind aber nichts anders, als das doppelröhrige Sexualorgan desselben" (S. 30, 34). Er giebt endlich eine recht anschauliche Beschreibung, wie das Männchen sich desselben bei der Paarung bedient (S. 32).

Seit dieser Zeit wird das Organ bei den Autoren Penis genannt. Über dessen Gestalt hat *Eaton* in seiner Monographie dieser Insectengruppe vom Jahre 1871 wenn auch gar keine Beschreibungen, so doch eine ganze Reihe von Abbildungen — von nicht weniger als 67 Arten — gegeben. Es geht daraus hervor, dass das äussere Copulationsorgan als Grundtypus immer eine unverkennbare Paarigkeit behält, aber sonst die Form von Art zu Art ungemein wechselt. Auch den Forceps hat Eaton bei noch mehreren Arten beschrieben und abgebildet.

Man kennt also heut zu Tage die äusseren männlichen Geschlechtsorgane der Ephemeriden so ziemlich, und eine erneuerte Untersuchung derselben würde blos wenige neue Thatsachen liefern können. Nicht desto weniger bieten die Organe ein morphologisches Interesse, welches noch nicht erschöpft ist. Die älteren Autoren haben über die „zwei Anhänge" nicht weiter reflektirt, später hat man darin das doppelröhrige Copulationsglied des Männchens kennen gelernt. Von descriptiv-systematischem Gesichtspunkte aus hat die Kenntniss dieser Organe indessen keine grössere Bedeutung, als die aller anderen vorzüglichen Art- oder Gattungscharaktere. Die Systematiker haben die Thatsachen daher vohl gekannt, aber doch nicht erkannt. Auch die Abhandlung, wo die Aufmerksamkeit direct auf die Doppelröhrigkeit des Copulationsorgans gerichtet wurde, scheint angezweifelt oder sogar ziemlich unbekannt*) geblieben zu sein; und die Morphologen haben die Thatsache der Duplicität nicht gekannt, konnten sie also nicht verwerthen.

Es bleibt also noch festzustellen übrig, wie sich die *inneren* Theile zu den *äusseren* Copulationsorganen verhalten und die Befunde mit denen bei anderen Gruppen zu vergleichen.

---

*) *Hagen* sagt (Stt. ent. Z. 1849, S. 370): „die Deutung des sonderbaren penis bipartitus — — — muss ich bis zur Bestätigung durch die innere Anatomie aufschieben". — Ich selbst wurde erst in December 1883 darauf aufmerksam bei der endgültigen Redaction meiner Untersuchungen; ich komme zu dieser Abhandlung noch bei den weiblichen Organen zurück.

b) Die weiblichen Organe und ihre Verrichtungen.

Auch in Bezug auf dieses Geschlecht wollen wir vorerst die inneren Theile und dann ihre Ausmündungsweise besprechen; beim letzteren Abschnitte wollen wir noch über die Vorgänge bei der Paarung und beim Eierlegen referiren, weil hierüber von competenten Autoren die sonderbarsten Auffassungen gehegt worden sind.

Als ersten Berichterstatter finden wir auch hier den ehrwürdigen *Swammerdamm* (S. 108). Bei seinem Untersuchungsobjecte, *Palingenia longicauda*, bezeichnet er als „Eierstöcke" zwei zu beiden Seiten des Hinterleibes liegende, den Darm umfassende Eimassen, welche von einer dünnen, mit zahlreichen Tracheenverzweigungen versehenen Membran umschlossen waren. Er bildete das Organsystem in ventraler Lage ab (Taf. XV, Fig. 1), berichtete aber nichts über dessen Ausmündung durch etwaige Oeffnungen. Ausserdem erwähnt er (S. 109), dass die Eier auseinanderfahren, wenn die Membran zerrissen oder in's Wasser gebracht wird; er bildet in Figur 7 ein solches Stück ab, wo einige Eier noch an den Tracheenverzweigungen der Membran haften.

Eben die citirten Figuren verleiteten *J. Müller* (S. 601) zu einer irrigen Ansicht über den Bau der Eierstöcke der Ephemeriden. Er zählte nämlich im Jahre 1825, beim Systematisiren der verschiedenen Eierstocksformen der Insecten, diejenige der Ephemeriden zu den „traubenähnlichen" (*ovaria racemosa:* o. lateralia sacciformia, in oviductum communem medium transeuntia; ovula in ipso sacco continentur, tracheis conjuncta), deren Eier „mit den verbindenden Luftgefässen gelegt werden" sollten. Seinem Beispiele folgte wenige Jahre später *Suckow* (Geschl., S. 253). *Burmeister* (I, S. 199) wollte im Jahre 1832 die Angabe *Müller's* berichtigen, indem er bei *Ephemera marginata*, wie schon *Swammerdamm*, deutlich die membranösen Wände der Eierstöcke wahrgenommen hatte, in welchen die Eier durch zarte Fäden von Ei zu Ei verbunden steckten (Pl. 14, Fig. 1). Er sieht in dieser Form von Eierstöcken eine bei anderen Insecten nicht beobachtete und stellt sie sogar als die einfachste aller Formen zweien anderen Hauptgruppen gegenüber.

L. Dufour (S. 582) gelangte indessen im Jahre 1834 (1841) zu einer ganz anderen Auffassung des genannten Organs; er fand, dass „chaque ovaire de l'Éphémère se compose, comme celui des Libellules, d'un nombre prodigieux, d'une myriade de fort petites *gaignes ovigères*,

courtes, insérées à la paroi supérieure du sachet qui sert de *calice,* et tri- ou quadriloculaires. Cette demi-grappe, ou plutôt ce demi-épi, s'étend jusqu'à la base de la cavité abdominale. Elle dégénère en arrière en un col tubuleux, *qui se réunit* à son congénère pour former *un oviducte d'une extrême brièveté.*"

Die Auffassung *Swammerdamm's* und *Burmeister's* fand nur wenige Anhänger. *Leuckart* (S. 112) schrieb im Jahre 1847, dass „die Eierstöcke der Ephemeriden ganz abweichend vom Typus der übrigen Neuropteren gebaut sind", nämlich wie sie *Burmeister* beschrieben hatte; und letztgenannter Forscher wiederholte dies noch im Jahre 1848 (Entw. d. Eph., S. 109) als seine Ansicht. Seitdem aber zu gleicher Zeit *v. Siebold* (S. 646, Note 30) und später im Jahre 1859 *Lubbock* (Ova, S. 344) die Angaben *L. Dufour's* bestätigten, ist die Uebereinstimmung der Ephemeriden in Bezug auf den Bau der inneren weiblichen Organe mit dem Typus der übrigen Orthopteren und anderen Insecten nicht mehr in Frage gestellt worden.*) Die irrige Deutung *Burmeister's* scheint nur darauf zu beruhen, dass die mit Eiern strotzend gefüllten Tuben für Ovarien gehalten wurden, während die eigentlichen Ovarien mit ihren Eiröhren gänzlich übersehen wurden.

Burmeister macht ferner die Bemerkung (II, 2; S. 786), dass er keine accessorischen Organe beobachtet habe; jedoch erschienen ihm „*v. Siebold's* (S. 392) neuere und sehr genaue Mittheilungen über den Bau der weiblichen Organe bei den Insecten die Anwesenheit gewisser [jener Organe], zumal des Samenbehälters, auch hier nothwendig zu machen. Er muss mir also bei meinen in früherer Zeit (1828) angestellten Zergliederungen — — entgangen sein." Aber *v. Siebold* selbst erklärte noch 1848 (S. 647), dass merkwürdiger Weise alle drüsigen Anhänge den Ephemeriden zu fehlen scheinen. Auch andere Autoren haben solche späterhin nicht aufgefunden.

Die Richtigkeit der oben erwähnten Deutung der weiblichen Geschlechtsorgane hat sich auch durch Beobachtungen über deren Entwickelung und Histologie bestätigt. Im Jahre 1865 wies *Lubbock* (S. 478) dieses in Bezug auf *Cloeon dimidiatum* nach. Im 18:ten von den 22 Häutungsstadien konnte er die Ovarien als zwei cylindrische Körper bemerken, welche aus zwei Theilen bestanden: einer centralen

*) *Burmeister* (I, S. 199) erwähnt, dass die Form „ov. racemosa" ausser bei *Ephemera* nur bei der Dipteren-Gattung *Stratiomys* vorkäme. Nachdem dies nun in Bezug auf jene Gattung berichtigt wurde und *Loew* es auch für diese Gattung gethan, verschwindet *Burmeister's* erste Abtheilung von Eierstocksformen gänzlich.

Tube und mehreren kurzen seitlichen Loben. Im nächsten Stadium waren diese Körper grösser und im 20:sten (S. 480) erreichten sie die Länge des Hinterleibes. Sie bestanden jetzt aus zahlreichen Eiröhrchen, jedes in zwei Kammern getheilt; die grössere enthielt ein gerundetes Ei, die kleinere war länglich cylindrisch und setzte sich in einen feinen Faden fort, wie es bei anderen Insecten der Fall ist, und enthielt eine Anzahl von „vitellogenous cells".

Die Entwickelungsgeschichte und Histologie dieses Organs hat ferner *Brandt* (Ei, S. 75—77) eingehend untersucht. Der Hauptgegenstand seiner Arbeit fällt ausserhalb meines vorliegenden Referates, hingegen fällt eine für ihn ganz unwichtige Frage innerhalb der Grenzen der meinigen; ich werde also nur diesen Punkt hier citiren.

Die Genitalanlagen von *Baetis (Heptagenia) fluminum* verfolgte der Verfasser in ihrer Entwickelung bei Larven von 1,6 Mill. Länge an bis zum Nymphenstadium. Aus den anfangs spindelförmigen Anlagen sprossten bald seitliche Follikel heraus; zunächst erschienen diese indifferent, aber später entwickelten sie sich entweder zu Hodenfollikeln oder zu Eiröhren; letztere sind also Ausstülpungen an der ursprünglichen, zum Calyx sich ausbildenden Genitalanlage. Die Ausführungsgänge entstehen dadurch, dass bei einer 1,6 Mill. langen Larve „die hinteren Enden der Genitalanlagen sich in einen Ausführungsgang fortsetzen (Taf. I, Fig. 21, *od.*). Durch einen gemeinsamen Verbindungsstamm treten diese Ausführungsgänge, wenn ich richtig gesehen, in eine nahe Beziehung zum Hinterdarm (*r*)." Den Verfasser erinnert dieser Umstand an *Suckow's* (Geschl., S. 240) Darstellung, dass die Genitaldrüsen am Hinterdarme hervorsprossen. — In Bezug auf die fernere Entwickelung der Eiröhren und deren Eileiter verweise ich auf das Original, wo ihrer Ausmündungsweise übrigens keine Erwähnung gethan wird. —

Betrachten wir jetzt die Art und Weise, wie man die **Ausmündung** der inneren weiblichen Organe dargestellt hat, und wie die Geschlechtsfunctionen des Weibchens vollzogen werden.

Wie schon referirt, bespricht *Swammerdamm* die Mündungen beim Weibchen an der von ihm untersuchten Art überhaupt nicht; seine Abbildung (XV, F. 1) lässt aber schliessen, dass er sich vorstellte, als ob die „Eierstöcke" oberhalb und gemeinschaftlich mit dem Afterdarme mündeten. Eine wirkliche Paarung sollte, wie schon erwähnt, nicht stattfinden, sondern die Zeugungsstoffe erst im Wasser gemischt werden.

Viel richtiger berichtet uns *Réaumur* (VI, S. 495) über die Vorgänge beim Eierlegen, wie er sie bei *Polymitarcys virgo* beobachtet hatte. Mit Rücksicht darauf, dass man später, und noch in unseren Tagen, diesen Process und die entsprechende Organisation des Weibchens*) recht verkehrt aufgefasst hat, halte ich es für zweckmässig, *Réaumur's* schon im Jahre 1738 gemachte und vier Jahre später veröffentlichte Beobachtungen hier wiederzugeben.

Die Eier sind bei *Réaumur's* Art zu zwei cylindrischen Packeten, „grappes", vereinigt, die 3½—4 Linien lang und ½ Linie breit sind, und von welchen jedes 350—400 enthält. „La mouche (S. 496) les [grappes] fait sortir toutes deux en même temps (Pl. 44, Fig. 6, *o*, *o*). — L'éphémère pour ce disposer à pondre, releve le bout postérieur de son corps (Fig. 10, *q*, *r*), à qui elle fait faire un angle presque droit avec le reste (*s*, *r*) de la partie supérieure; c'est alors qu'elle pousse en-dehors les deux grappes à la fois (Fig. 6, *o*, *o*): deux ouvertures placées en-dessous vers l'extrémité du sixième anneau leur donnent un libre passage; les bouts de l'une et de l'autre commencent à se montrer en même temps: toutes deux avancent ensuite également en-dehors". — Wenn die beiden Packete fast herausgekommen sind, „toutes deux ne tiennent plus à rien et tombent à la fois; — — on est en état de remarquer dès que les deux grappes sont sorties, les deux ouvertures par où elles ont passé. Peu après on voit paroître en-dehors de chacune de ces ouvertures une vessie blanche (Pl. 44, Fig. 10, *u*, *u*), qui semble pleine d'air, — — "; diese Blasen treiben die Eierpackete heraus oder bringen sie wenigstens zum Fallen.

Fernerhin erwähnt *Réaumur* (S. 509), dass eine andere Art (wohl *Cloeon*) ihre Eier nicht in Packeten, sondern in Form eines perlschnurartigen Fadens legt, welcher vom Hinterleibe herabhängt (Pl. 45, Fig. 10—12).

De Geer's (Fr., S. 644; D., S. 19) Beobachtungen über *Ephemera vulgata* stimmen mit *Réaumur's* ziemlich überein, jedoch verlegt er die äussere Geschlechtsöffnung richtiger zwischen den siebenten und

---

*) *Réaumur* bildet das Weibchen wie das Männchen mit langen Vorderbeinen ab, also im Stadium der Imago. Mir ist das Weibchen von *P. virgo*, wie auch von vielen anderen Ephemeren, nur als Subimago vorgekommen; und ich finde weder in der Organisation dieser Art noch in der Literatur Anlass anzunehmen, dass das fliegende Weibchen von *P. virgo* sich nochmals häuten sollte, wie bei dieser Art das Männchen es thut, und bei gewissen anderen auch das Weibchen.

achten Ring. Neu ist seine Erfahrung, dass die beiden Geschlechter sich wirklich paaren (Fr., S. 644; D., S. 23).

Nach *Burmeister's* (I, S. 195) Angabe im Jahre 1832 soll keinem Insecte ein einziger unpaariger Ausführungsgang fehlen, und in Uebereinstimmung hiermit sollen auch die Ephemeriden gebaut sein. Ihr Eiergang soll aber doch (I, S. 204) eine der seltensten Formen sein: ein einfaches, nicht mit blasigen oder gefässartigen Nebenhöhlen versehenes Organ, wie es die Figur 13 der Tafel 14 für *Tipula crocata* darstellt. Den Platz der Mündung des Geschlechtsapparates giebt derselbe Verfasser im Jahre 1839 (II, S. 790) folgendermaassen an: der vorletzte von den 10 Hinterleibsringen soll etwas grösser sein, als die übrigen; er — also der neunte Ring — „trägt keine äusseren Organe, hat aber unter der Mitte seines bald mehr bald weniger hervorragenden Hinterrandes die kleine Geschlechtsöffnung, und hinter dieser liegen die beiden Klappen der Afteröffnung frei da." — Im Voraus bemerke ich hier, dass ich eine ganz andere Ausmündungsweise darlegen werde, und dass der berühmte Entomologe durch den hervorragenden sog. Processus ventralis penultimi segmentorum verleitet wurde, eine kleine Oeffnung dort anzunehmen, wo gar keine vorkommt.

Wie schon oben erwähnt wurde, lässt *L. Dufour* die beiden Tuben sich zu einem unpaarigen Gange vereinigen, der jedoch äusserst kurz sein soll; wo derselbe ausmündet, giebt er jedoch nicht an. In vollständiger Unwissenheit hingegen lässt uns der bekannte Ephemeriden-Monograph vom Jahre 1845, *Pictet;* doch scheint er anzunehmen, dass die Mündung am letzten, zehnten, Segmente ihren Platz hätte, da er den dort beobachteten „appendices" (die Anal-Lippen!) das Eierlegen auferlegt.

Schon im Jahre 1837 hat *v. Siebold* (Müll. Arch., S. 425, Note) eine kurze Mittheilung darüber gemacht, dass eine (nicht näher bestimmte) Ephemeridenart vivipar sei. Später wurde von *Calori* (1848) dieselbe Angabe speciell über *Cloeon dipterum* gemacht. Es ist mir nicht bekannt, ob fernere Beobachtungen einer ähnlichen Propagationsweise bezüglich der Ephemeriden veröffentlicht worden sind.

Die mangelhafte Kenntniss der Geschlechtsmündungen wurde endlich von *Cornelius* beseitigt, und zwar schon drei Jahre nach dem Erscheinen von Pictet's Monographie. Ich kann nicht unterlassen, seine darauf bezüglichen Zeilen wiederzugeben, erstens weil diese vorzüglichen Beobachtungen späteren Autoren unbekannt zu sein scheinen, obgleich sie den Titel der kleinen Arbeit citirt haben, und zweitens weil

sie speciell mir unbekannt waren, als ich über meine eigene, gleichlautende morphologische Deutung (M. J. 1883, S. 170, 174) mittheilte. *Cornelius* sagt S. 34—35: „Sobald nun die Eier (von *Palingenia longicauda* Ol.) abgesetzt werden sollen, dringen sie aus einer Spalte zwischen dem siebenten und achten Ringe, welche die ganze Breite der Ringe einnimmt, hervor. Ich habe diesen Erguss der Eier an vielen, wenn gleich trockenen, Weibchen beobachten können; bei vielen stecken einzelne oder zahlreiche Eier noch in der Spalte, und man kann ihre Verbindnng mit den zurückgebliebenen noch sehr wohl erkennen; zuweilen sind die drei letzten Ringe unten mit einer dichten Eikruste überzogen, die oft noch in jene Spalte reicht, niemals aber habe ich im Innern der drei letzten Ringe Eier wahrgenommen. Trennt man ein Pärchen in der Begattung, so findet man immer an der Hinterleibsspitze einen flüssigen körnigen Tropfen, der die Eier enthält, was dem Gedanken an eine Befruchtung von Aussen noch mehr Raum giebt. Findet aber dennoch eine Vereinigung der Geschlechter statt*), so ist vielleicht jene Spalte selbst als *vagina* zu betrachten. — Alle diese Zweifel sind unstreitig am sichersten auf anatomischem Wege zu lösen."

In demselben Jahre, 1848, theilte *Burmeister* seine Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Ephemeriden mit, wo derselbe Vorgang bei einer anderen, aber verwandten, Art — *Polymitarcys virgo* Ol. — zu einer ganz anderen, fast abenteuerlichen Auffassung leitete. Weil die Autorität des Fachmannes diese Deutung immer noch gegenüber anderen Beobachtungen aufrecht hält, muss ich sie eingehender referiren.

Burmeister's Beschreibung stimmt in Bezug auf die directe Beobachtung in der Hauptsache vollständig mit derjenigen von *Réaumur* und *De Geer* überein. Auch er hatte zwei Öffnungen am Hinterleibe des Weibchens wahrgenommen. Während aber *Réaumur* sie unrichtig zwischen das 6. und 7. Segment verlegt — anstatt zwischen das 7. und 8. — giebt *Burmeister* jetzt an, dass sie an der Verbindungshaut zwischen den vorletzten und drittletzen Bauchringe, — also zwischen dem 8. und 9. Hinterleibssegmente — sich befinden sollten. Er scheint also seine frühere Angabe (1839) aufgegeben zu haben, dass sie zwischen den 9. und 10. Ringe belegen wären (wie er auch *Pictet's* Andeutung

*) Ich bemerke, dass *Cornelius* (S. 32) die gegenseitige Stellung der Geschlechter bei der Paarung nach eigener Beobachtung beschrieben hat.

— am 10:ten Ringe — nicht bestätigt). Bald nach Abgabe der beiden Eierpackete wurde der Hinterleib von der Basis bis zu den gebildeten Löchern zusammengezogen, während die Spitze aufrecht gerichtet blieb; und (gerade wie *Réaumur* es beschreibt) in der weit klaffenden Öffnung zwischen den Bauchringen zeigte sich eine Luftblase, welche mehr und mehr hervorquoll, bis das Thier starb. Diese Blase — fährt *Burmeister* fort — ergab sich als ein Stück des mit Luft erfüllten Darmes, welches durch die krampfhaften Contractionen des Hinterleibes mit den Eiergruppen herausgedrückt wurde, und dadurch den plötzlichen Tod des Thieres verursachte. Diese Beobachtungen veranliessen *Burmeister* zu behaupten, dass die Ephemeriden ihre Eier alle auf ein Mal durch Dehiscenz des Hinterleibes gebären.

Letztgenannte Angabe ist seitdem weiter in die Literatur übergegangen. Wir finden sie in *Carus*' und *Gerstaecker's* Zoologie (II, S. 60) vom J. 1863 wiedergegeben; und *v. Hayek* in seinem Handbuche der Zoologie (II, Arthropoda, S. 246) erzählt uns, dass das Weibchen „entleert alle Eier auf einmal in das Wasser indem sein Hinterleib platzt". Mein Citat ist doch in einem Punkte unrichtig: wörtlich citirt soll nämlich dieses Schicksal *das Männchen* treffen!

Zum Schluss möchte ich noch hervorheben, dass der letzte Monograph der Ephemeriden, *Eaton* (S. 43), über die äusseren Theile des Weibchens sagt: „the ninth joint is that — — which, in the female, is sometimes prolonged behind into a broad lobe beneath, concealing the tenth joint. This lamina has been mistaken for the eggvalve in some species. The eighth joint is the first posterior to the opening of the oviducts. From the apical edge of the seventh joint, beneath, the eggvalve grows out". Den einzelnen Arten hat er eine genaue Beachtung zugewandt.

Wie ich schon in der Einleitung dieses Capitels angegeben habe, fehlt es keineswegs an Autoren, die sich mit den Ephemeriden befasst haben. Die allermeisten haben jedoch andere als anatomische Zwecke verfolgt. Die durchsichtigen Körpertheile dieser Insecten haben viele, wie *) *C. G. Carus* (1827, 1831), *Wagner* (1832), *Bowerbank* (1833), *Allen Thompson* (1835, 1836), *Newport* (1839), *Blanchard* (1840) und *Verloren* (1847) zu physiologischen Studien eingeladen; Andere haben nur die äusseren Körpertheile zu descriptiv-systematischen Zwecken studirt. Von den zwei Monographen der Familie hat der ältere, *Pictet*,

*) Die Arbeiten sind in *Eatons* Bibliographie bei den resp. Jahren verzeichnet.

allerdings ein Capitel (IV) der Anatomie gewidmet, behandelt daselbst aber fast nur äussere Organe. Blos wenige Zeile werden dem Darmkanal (90--92) und dem Nervensystem (96—97) geopfert, und die Geschlechtsorgane werden mit gänzlichem Stillschweigen übergangen. Der zweite Monograph, *Eaton*, stellt sich nur die systematische und beschreibende Aufgabe (abgesehen von der Feststellung der geographischen Verbreitung).

Eher hätte man dann erwarten dürfen, dass *Vayssière* in seiner Arbeit „Recherches sur l'organisation des Larves des Éphémérines" vom Jahre 1882 eingehend die Geschlechtsorgane untersucht hätte. Schon *Al. Brandt* (siehe oben S. 25, 30) hatte nämlich eine Art genau untersucht und nachgewiesen, dass die ganze Entwickelung des weiblichen Organsystems innerhalb des Larven- und Nymphen-Stadiums fällt; und ferner war es lange bekannt, dass diese Thiere im ausgebildeten Zustande nur den Zeugungsakt zu vollbringen haben. Und um so eher erwartete man in *Vayssière's* Arbeit die Geschlechtsorgane untersucht zu finden, als er, ausser der Bibliographie (Cap. I), nicht nur die Morphologie der äusseren Theile (II), sondern auch innere Organe untersucht hat, wie den Circulationsapparat (III), die Digestionsorgane (IV) und das Nervensystem (V) der Larven, ja sogar ihre Parasiten (VI) nicht bei Seite gelassen. Indessen findet man die Geschlechtsorgane nur mit folgenden Worten berührt (S. 4): „Nous laisserons de côté les organes de la génération, attendu que l'on ne peut en étudier tous les détails que chez des individus arrivés à l'état parfait".

Bereits einige Jahre vor dem letzterwähnten Autor war ich im J. 1876 in Heidelberg bestrebt die Organisation der Ephemeriden in Bezug auf gewisse Fragen zu studiren. Meine Ergebnisse eben über die Geschlechtsorgane wurden im J. 1877 kurz notirt (Trach., S. 77 Note), später aber in einer vorläufigen Mittheilung (1883) näher angegeben; die daselbst versprochene eingehendere Untersuchung selbst habe ich in die vorliegende Arbeit niederlegt.

---

3. Eigene Untersuchungen über die männlichen Geschlechtsorgane der Ephemeriden.

Die Einzelheiten der nachfolgenden Untersuchungen habe ich durch Studium von lückenlosen Schnittreihen gewonnen, bei deren Herstellung ich folgende **technische Methoden** benutzt habe.

Weil die Chitinhaut eines unverletzten Insectes für gewisse Tinctionsmittel (z. B. alkoholische Hämatoxylinlösung) sich fast undurchdringlich erwies, wurde das zu untersuchende Organ, wenn es ein grösseres war, aus dem frischen oder in Alkohol aufbewahrten Leibe herauspräparirt, oder auch (bei kleineren Arten) das gehärtete Abdomen quer durchschnitten, ehe es gefärbt wurde.

Als Tinctionsmittel wurden angewandt: *a*) ammoniakalische Karminlösung mit nachfolgendem vollständigen Auswaschen uud Härten in absolutem Alkohol; *b*) *Kleinenbergs* (S. 246) alkoholische Hämatoxylinlösung; *c*) *Grenachers* (S. 463) Alaun-Karminlösung. Letztere, welche nur die Zellenkerne färbt, hat mir den besten Dienst geleistet.

Bei der Anfertigung der Schnitte habe ich ein *Rivet-Leiser*'sches Schlittenmikrotom von R. Jung in Heidelberg, grosses Modell nach Thoma, benutzt.

Folgende Einbettungsmassen habe ich zu verschiedenen Zeiten benutzt: I) *Bunge-Rosenbergs* Soda-Eiweiss mit Talg und Paraffin (vergl. Schwalbes Jahresbericht 1875, Bd. IV, S. 6, 7); II) transparente Glycerinseife in alkoholischer Lösung; III) Gummigelatin; IV) Paraffin; V) die moderne „Celloidin" genannte, durchsichtige Collodium-Masse, auf deren Verwendbarkeit in der anatomischen Technik *Schiefferdecker* (S. 199—201) aufmerksam gemacht hat (bei Schering in Berlin zu beziehen). Die letzterwähnte Masse hat mir die bei weitem vorzüglichsten Präparate geliefert.

Weil ich *Duval's* und *Schiefferdecker's* Methode das Collodium zu benutzen bis zu gewissem Grade zu modificiren gezwungen war, erlaube ich mir mein Verfahren hier zu beschreiben.

Die Objecte werden in toto gefärbt und nach nochmaligem Härten in absolutem Alkohol in Aether gebracht; sobald sie davon durchdrungen sind, wird zerschnittenes Celloidin allmälig hinzugelegt, bis die Lösung dickflüssig wird, und die Objecte von derselben durchtränkt sind. Das zu schneidende Stück wird dann mit ein wenig Masse auf einen an das Mikrotom zu befestigenden cylindrischen Kork gebracht, mit wenig Aether angefeuchtet und sogleich nochmals mit etwas Masse bedeckt. Inzwischen wird das Object in der gewünschten Lage einige Augenblicke gehalten bis die Oberfläche erstarrt und die Lage dann mit einer feinen Nadel endgültig und genau sich corrigiren lässt. Für härtere Gegenstände, wie Insecten, scheint es mir zweckmässig zu sein, etwas mehr, oder sogar fast ausschliesslich Aether als Lösungsmittel zu benutzen, weil die Masse dann härter wird und sich den Chitintheilen strammer anschliesst. Hingegen lassen sich herauspräparirte weichere Organe eher in Celloidin mit gleichen Volumstheilen Aether und absoluten Alkohol einbetten, wie *Schiefferdecker* es empfohlen hat. Die eingebetteten Stücke werden in Alkohol (von etwa 70 %) sehr bald schnittfähig, oder können, am Korke befestigt, beliebige Zeit darin aufgehoben werden.

Es empfielt sich der vermittels des Korkes im Objecthalter des Mikrotoms befestigten Einbettungsmasse gleich im Anfange des Schneidens, durch vier seichte verticale Schnitte, eine viereckige Form zu geben, und die überflüssigen Stücke der Masse zu entfernen, ausser der zuletzt durchzuschneidenden Seite, die als Stütze bleiben kann. Man erhält dann sogleich nur gleichmässige rectanguläre Schnitte, die sich auf dem Objectträger gut in Reihen ordnen lassen. Ich hebe dies hervor, nur weil das Einschliessen nach der folgenden Methode dadurch ausserordentlich erleichtert wird.

Das Celloidin als Einbettungsmasse gewährt beim Einschliessen der Präparate einen Vortheil, dessen *Schiefferdecker* nicht erwähnt: die Schnitte lassen sich nämlich unter sich, wie auch an den Objectträger fixiren. Ein jeder weiss wie überaus leicht die Schnittreihen beim Einschliessen in Unordnung gerathen, besonders wenn 20—30—40 oder mehrere unter ein Deckglas kommen sollen; wenn aber dieselben vorher fixirt sind, so ist von jenem Übelstande keine Rede mehr. Ich erlaube mir die einfache Operation hier zu beschreiben.

Die — am liebsten viereckigen — Schnitte werden möglichst genau in die gewünschte Lage, je nach der Form derselben und des Deckglases, geordnet; sie werden inzwischen mit Alkohol, zuletzt mit

fast absolutem Alkohol befeuchtet. Hierbei ist anzurathen, die Schnitte nicht allzu dicht an einander zu legen, weil sie durch die folgende Behandlung sich ein wenig ausdehnen und dann leicht uneben werden. Mit einer Pipette lässt man nun einen Tropfen Alkohol-Aether (gleiche Volumen gemischt) zunächst nur um die Grenzen der Gruppe von Schnitten abfliessen (bei dünnen Schnitten, etwa 0,02—0,01 Mill., darf man doch nur fast absoluten Alkohol mit ganz wenig Aether nehmen). Die freien Ränder der Celloidinschnitte werden dadurch für einen Augenblick verflüssigt; aber im nächsten Momente ist der Aether schon verdunstet, die mit einander verschmolzenen äussersten Ränder sind wieder erstarrt und zugleich am Objectträger fixirt. Diese Ränder halten dann alle Schnitte in der bestimmten Ordnung, wenn man nachher auch in die Mitte der Schnitte einen Tropfen des Gemisches (oder mehr, wenn nöthig) vorsichtig ablaufen lässt, und dadurch sämmtliche Schnitte ebenso fixirt, wie vorher die Ränder allein. So liegen nun alle Schnitte in der gewünschten Ordnung in eine einzige Celloidinmembran vereinigt und dem Objectträger fest angeklebt.

Will man das Schneiden nicht für jedes Objectglas, des Einschliessens wegen, unterbrechen, weil das eingebettete Object leicht vertrocknen könnte, so lassen sich die fixirten Schnitte ganz einfach in Spiritus aufheben. Glas nach Glas lässt sich in einem Gefässe mit Alkohol reihenweise vertical aufstellen, ein jedes durch ein Papierstreifchen als Reiter von den Nachbarn isolirt, bis die Zeit es erlaubt alle zugleich einzuschliessen. Bei nothwendigen Unterbrechungen genügt es übrigens etwas Glycerin und ein Stückchen Löschpapier auf die Schnittfläche zu bringen und dazu noch ein Deckgläschen oder ein Gummihütchen aufzulegen, wobei das Object stundenlang im Mikrotom verbleiben kann.

Beim Einschliessen der so behandelten Schnitte habe ich das von *Schiefferdecker* empfohlene Origanumöl als Aufhellungsmittel versucht und nützlich gefunden, bin indessen auch vollständig mit Terpentinöl zurecht gekommen. Weil es aber zeitraubend erschien jeden Objectträger för sich abwechselnd mit fast absolutem Alkohol und Terpentin mehrmals zu behandeln, bis das Präparat aufhörte milchig zu werden, fand ich es zweckmässig die in starkem Alkohol aufgehobenen Objectträger mit den fixirten Schnitten einfach in Terpentinöl einzutauchen, oder auf ein flaches mit Oel bis zum Rande gefülltes Gefässchen umgekehrt aufzulegen; während sie hier sich selbst überlassen sind, wird der Alkohol vom Präparate ohne Mühe entfernt. Nachdem inzwischen

die nöthige Menge von (in Terpentinöl gelösten) Canadabalsam auf die Deckgläschen fertig vertheilt ist, wird je ein Objectträger nochmals mit frischem Terpentinöl übergossen, schnell abgeputzt und mit dem Deckglase schnell bedeckt.

Sollte dabei, oder zufällig späterhin, etwas Nachtheiliges passiren, was ein erneuertes Einschliessen erforderlich macht, ist es äusserst vortheilhaft die Schnittreihen am Glase fixirt zu haben, weil sie sonst leicht aus der Ordnung gebracht werden.

Bei meiner Untersuchung der Geschlechtsorgane der Ephemeriden habe ich im J. 1876 das oben erwähnte Tinctionsmittel *a* und die Einbettungsmasse I benutzt. Erst in Oktober 1883 wurde die Untersuchung in Helsingfors ganz von neuem vorgenommen, und zwar benutzte ich dann Alaunkarmin, Celloidin und Mikrotom.

Während mir in Heidelberg im Sommer stets ein reichhaltiges **Untersuchungsmaterial** von lebendigen Thieren aller Entwickelungsstadien zu Gebote stand, war ich in Helsingfors in Bezug auf diese Familie fast nur auf meinen im Spiritus aufgehobenen Vorrath angewiesen, welcher seit 1876 nur mit wenigen Arten bereichert war. Es wurden folgende Arten untersucht, die meisten in verschiedenen Entwickelungsstadien:

Oligoneuria rhenana Imh.
Polymitarcys virgo Oliv.
Palingenia longicauda Oliv.
Ephemera vulgata Linn.
" *lineata* Eat.
Potamanthus luteus Linn.
Leptophlebia marginata Linn.
" *castanea* Pict.
" sp.
Cænis sp.
" sp.
Ephemerella ignita Pod.
Ephemerella ænea Pict. (?).
" sp.
Cloeon dipterum Linn.
Baetis binoculatus Linn.
" *Rhodani* Pict.
" spp. ind.
Heptagenia semicolorata Curt.
" *flavipennis* Duf.
" *elegans* Curt., Eat.
" *fluminum* Pict.
" *venosa* Fabr.
" *insignis* Eat.

Obgleich ich sämmtliche diese Arten, je nachdem mein Vorrath es erlaubte, in den Bereich meiner eigenen Untersuchungen gezogen habe, erschien es doch zweckmässig vor allem eine bestimmte derselben durchgängig im Texte und durch Abbildungen zu berücksichtigen. Ich habe mir dazu *Heptagenia venosa* Fabr. erwählt, weil sie sich als ziemlich normal erwiesen hat, und weil mein Untersuchungsmaterial und die Schnittreihen von dieser Art es am besten erlaubten. Wenn also keine specielle Artenangabe gemacht ist, bezieht sich das Gesagte auf die genannte. Differenzen, welche die Übrigen zeigen, werden an den resp. Stellen speciell besprochen und durch Abbildungen erläutert werden.

In Bezug auf die allgemeine Anordnung der inneren männlichen Geschlechtsorgane, kann ich die Beobachtungen früherer Autoren zum grössten Theile bestätigen. Das Organsystem zeigt bei dieser Familie nur geringe Schwankungen. Aus den samenbereitenden *a*) Hodenfollikeln führen zwei *b*) Vasa deferentia aus, die seitlich liegen und gegen die Spitze des Hinterleibes sich unter den Darm biegen; hier convergiren sie nach hinten und dringen in die Wurzel des *c*) Copulationsorgans in unten näher beschriebener Weise ein. Als Anhang zu diesem Capitel werde ich noch *d*) den Einfluss des metamorphosirten Darmes auf die Geschlechtsorgane besprechen.

Die Einzelheiten dieser successiven Abschnitte während der verschiedenen Entwickelungsstadien werden genauer angegeben und etwa vorkommende Ausnahmen von der Regel speciell berücksichtigt werden.

a) Testes.

Obgleich ich die erste Entwickelung der Hodenfollikel aus der Genitalanlage der jüngsten Larven nicht eingehender untersucht habe — weil ich mir die Organogenese nicht zur Aufgabe gemacht, — so sind doch einzelne Präparate vorgekommen, die mir Anlass geben, *Al. Brandts* (S. 77) Darstellung dieses Vorganges bei *Heptagenia fluminum* als richtig anzunehmen. Demnach dürften die Hodenfollikel anfangs als Wucherungen der Genitalanlage entstehen, welche über deren Oberfläche heraussprossen, bis sie beerenartig einem mittleren Strange, dem Anfange des Vas deferens, ansitzen.

Bei *Heptagenia*-Larven von 5 Mill. habe ich diese Organe fast ganz so gefunden wie *Brandt's* Taf. I, Fig. 26 es angiebt. Zahlreiche rundliche Follikel sassen, wie es mir schien, rund um das Vas deferens.

Indessen habe ich bei grösseren, etwa 7 Mill. langen, Larven von *Heptagenia venosa* an Reihen von Querschnitten mit Sicherheit mich überzeugt, dass die Follikel zu dieser Zeit dem Ausführungsgange blos an der oberen Seite, ein wenig lateralwärts, ansitzen, was sich bei der Nymphe noch deutlicher bestätigen lässt. Die Follikel sind also erst secundär rückenständig geworden, in Folge des Wachsthums und der ventralen Ausdehnung des Ausführungsganges, und sie münden nun in das Lumen desselben hinein.

Dieser follikeltragende Abschnitt des Samenleiters (Fig. 1) liegt im Hinterleibe seitlich auf der dorsalen Wand des Darmkanals, und erstreckt sich bis zur Grenze zwischen dem 6:ten und 7:ten Segmente. Die Follikel sitzen dicht an einander, so dass an jedem Querschnitte 6—10 derselben getroffen werden. Alle zusammen sind von einer äusserst dünnen Membran (*pt*) — der zelligen Peritonealhülle — umgeben, die jedoch oft so dicht anliegt, dass sie schwer zu unterscheiden ist. Der Durchmesser jedes Follikels ist bei halberwachsenen Larven grösser als der des leeren Ausführungsganges. Beide sind aber an Querschnitten leicht zu unterscheiden, auch bei gleichem Inhalt und Durchmesser, weil der Ausführungsgang eine deutliche Muskelschicht besitzt, wie unten noch zu erwähnen ist.

Bei fast reifen **Nymphen** sind die Follikel strotzend voll mit Spermatozoen (deren Entstehung hier übergangen wird, weil dieser histogenetische Process ausserhalb meines Themas liegt). Sie liegen hier allerdings in Bündeln wie Haarlocken zusammen (Fig. 1, *t*), sind jedoch frei unter sich, soweit dies aus Schnitten allein beurtheilt werden kann. Vom Tinctionsmittel stark gefärbt fallen die Spermamassen deutlich auf, und sind an dünnen Schnitten leicht zu erkennen.

Die Follikel entleeren sich schon im Nymphen-Stadium direct in den Ausführungsgang (Fig. 1, vd_1). Am frühesten scheinen die vordersten derselben reif zu werden; wenigstens sind mir Präparate vorgekommen, wo die gegen die Basis des Hinterleibes belegenen schon alle entleert waren, während die hintersten noch von Sperma strotzten.

Bei der **Imago** (Fig. 5) sind daher alle Follikel (*t*) entleert, und collabirt; ihre dünnen Wände bilden in ihrem verschrumpften Zustande eine weniger leicht erkenntliche Masse, welche dem spermagefüllten Vas deferens (*vd*) oben und seitlich anliegt, und deren Durchmesser den des letztgenannten nicht mehr erreicht. Ist der Samen auch aus diesem Abschnitte weiter nach hinten befördert, wie dies bei der Imago bald der Fall wird, so fällt der ganz leere follikeltragende Abschnitt

des Geschlechtsapparats nur wenig auf. Er ist jedoch an Querschnitten zu finden, z. B. bei *Palingenia longicauda*, wenigstens bis zum Vorderrand des ersten Hinterleibssegmentes. Bei einigen Arten entgeht er dem Blicke schon viel weiter rückwärts; so bei *Polymitarcys virgo* oft bereits in der Mitte des Hinterleibes. Bei dieser, und einigen anderen Arten (*Heptagenia venosa*, Fig. 5, *i*) wird nämlich der Mitteldarm in weiter unten noch zu beschreibender Weise von Luft blasenartig ausgedehnt, wobei der nächstliegende Theil des Geschlechtsapparats, zwischen die Darm- und Körperwand gepresst, kaum sichtbar wird. Kein Wunder also dass der samenbereitende Theil des Geschlechtsorgans den älteren Forschern (wie *Swammerdamm* und *Burmeister*) gänzlich entgangen ist, wobei sie als „Hoden“ die ausgedehnten Vasa deferentia bezeichneten.

b) Vasa deferentia.

Entsteht das vordere follikeltragende Ende des Samenausführungsganges, wie oben schon angegeben, aus dem dickeren vorderen Ende der Genitalanlage, so entwickelt sich dessen übriger Theil aus dem hinteren fadenförmigen Fortsatze der Anlage; jedoch habe ich dies nicht an genügend jungen Larven selbst constatiren können.

Bei fast halberwachsenen Larven setzt sich der follikeltragende Anfangstheil des Samenleiters unmittelbar nach hinten fort. Immer noch eng und cylindrisch, wie auch *Al. Brandt's* Fig. 26 es zeigt, erstreckt sich jedes Rohr seitlich längs dem Darme und der oberen Seite der Tracheenlängsstämme, vom siebenten Segmente an gerade nach hinten. Ungefähr im achten biegen sie sich ein wenig abwärts unter den Darm hin, convergiren etwas und erreichen den ventralen Hinterrand des vorletzten, neunten, Hinterleibssegmentes, wo sie in die Hypodermis inseriren.

Die Wände der Vasa deferentia bestehen ausser der dünnen äussersten Peritonealhülle (Fig. 1, 2, 5, *pt*) des ganzen Organs, aus folgenden Schichten: nach aussen liegt wie gewöhnlich der Muskelschlauch (*tm*), nach innen das Drüsenepithel (*e*), und zwischen beiden die Tunica propria.

Bei reiferen Larven, in denen die Drüsenzellen der Hodenfollikel die Samenmutterzellen entwickeln, woraus die Tochterzellen und endlich aus diesen die Spermatozoen entstehen, sondert das Drüsenepithel der Samenleiter ein Secret ab, welches sich in dessen Lumen anhäuft. Die anfangs engen Rohre werden dadurch allmälig

zu dicken Schläuchen ausgedehnt, zunächst im hinteren Theile (Fig. 2, 5, 7, *vd* 3), später auch vorn (Fig. 5, 6, *vd* 2). Bei den **Nymphen** erstreckt sich diese Erweiterung von der Stelle (Fig. 5, *x*) an, wo die Follikel aufhörten, bis zum convergirenden Endabschnitte der beiden Rohre (Fig. 5, *y*); aber vor und hinter diesen Stellen verbleiben sie eng, wie früher. An Längsschnitten von Nymphen ist mir der Schleim in den beiden Hälften ungleich vorgekommen: in der vorderen Hälfte (*vd* 2) erscheint er fast homogen, in der hinteren (*vd* 3) gröber und beinahe körnig. In keiner von beiden wird das Secret vom Alaun-Karmin gefärbt; es ist weisslich oder schwach gelblich.

Schon im Larvenstadium zeigt das Drüsenepithel oft eine eigenartige Anordnung darin, dass es sich nicht überall eng an den cylindrischen Muskelschlauch anschliesst. Bei den Arten der Gattung *Heptagenia* legt sich (Fig. 1, 5) bei der Nymphe das Epithel des erweiterten Abschnittes in viele quergestellte Falten (*pl*), deren freie Ränder, wie es am Längsschnitte der Imago (Fig. 5, 6, 7) näher zu sehen ist, vertical bis zu 1/3 des Lumens in das Rohr hineinragen. Die beiden Samenschläuche erscheinen dann quergeringelt, wie schon *L. Dufour* bemerkt hatte (siehe oben, S. 25); an der Figur habe ich das Vas deferens an der einen Seite intact gezeichnet, an der anderen im Durchschnitt.

In diesem Zustande verbleiben die Wände auch bei der **Imago** (Fig. 5). Hier aber sind die Spermatozoen zunächst in den Anfang (*vd* 1) des Leiters und dann in dessen schleimgefüllten Abschnitt gelangt. Bei einigen Exemplaren habe ich an Längsschnitten nur geringe Quantitäten dort gefunden, bei anderen ist die vordere Hälfte (*vd* 2) strotzend voll, wie es die Figur 5 zeigt, und dann sind die Epithelfalten sogar zum Theil ausgeglichen. Dabei fallen die stark gefärbten Samenmassen im Vergleich mit dem ungefärbten Schleime (in *vd* 3) speciell auf. Bei noch anderen Individuen sind einzelne Klümpchen von Spermatozoen bis in den hinteren Abschnitt (*vd* 3) mitten durch den Schleimcylinder hervorgedrängt, und bis zum verengten Endabschnitte gelangt.

Der Bau der Wände weicht bei der Imago nicht wesentlich von dem der reifen Nymphe (Fig. 1) ab; an den Fig. 6 und 7 sind in stärkerer Vergrösserung die Peritonealhülle (*pt*), die Muskelhaut (*tm*) und das Drüsenepithel (*e*) mit dessen Falten (*pl*) deutlich sichtbar. Diese beiden Figuren gehören zu den mit *x* und *y* in Fig. 5 bezeichneten Stellen.



Bei der Imago nehmen die Samenleiter besonders im Hinterleibsende einen ziemlichen Raum ein. Von ihrer seitlichen Lage oberhalb der Tracheenstämme (*tr*, vergl. Fig. 22 und 23), wo sie noch im siebenten Segmente bleiben, gelangen sie bei *H. venosa* (Fig. 5, 8) an der verengten Stelle des Darmes (*i—c*) vorüber, wo der Afterdarm (*c*) gleich am Anfange die Mündungen der Malpighischen Gefässe (*vm*) empfängt. Sie liegen dann im achten Segmente unterhalb des Darms (Fig. 8), welcher in Fig. 5 nicht sichtbar wird, da der Afterdarm, weniger ausgedehnt, erst von mehr dorsalen Schnitten getroffen wird. Während dieses Verlaufes machen die beiden Schläuche eine mehr oder weniger unregelmässige, fast spiralige Windung (Fig. 5, links), weil sie vom Darme rückwärts gedrängt werden; in Folge dessen hat auch der Längsschnitt rechts in unserer Figur 5 nicht überall die Mitte getroffen, sondern stellenweise die Epithelfalten (*pl*) quer durchschnitten.

Nach hinten reicht die Erweiterung der Vasa deferentia ungleich weit. Bei dem in Längsschnitt abgebildeten (Fig. 5) Exemplare von *Heptagenia venosa* reicht sie nur bis zur Wurzel des unten noch zu beschreibenden Penis; ebenso bei den abgebildeten Stücken von *H. elegans* (Fig. 28, 29) und *Ephemera vulgata* (Fig. 33). Indessen sind mir Exemplare vorgekommen, wo die Wände noch weiter rückwärts durch die Samenmasse ausgedehnt sind; dies ist z. B. der Fall an dem quergeschnittenen Exemplare von *H. venosa* (Fig. 9, 10, 11), bei *H. semicolorata* (Fig. 30), und *Ephemerella ignita* (Fig. 31); noch weiter ist es bei *Potamanthus luteus* (Fig. 32) gelangt.

Alle diese Differenzen sind jedoch nicht constant; sie repräsentiren zum Theil nur successive Stadien der Entleerung des Inhaltes. Die abgebildeten Querschnitte (Fig. 22—27) von *Palingenia longicauda*, speciell Fig. 23, deuten durch den collabirten Zustand der Schläuche eben auf eine schon stattgefundene Entleerung. Ich habe nämlich andere Exemplare untersucht, wo der eine oder beide Schläuche bedeutend voller waren, und zwar weit gegen die Mündung hin.

Am weitesten gegen die Mündung sind die Vasa deferentia ausgedehnt bei *Polymitarcys virgo* (Fig. 34). Da eine Darstellung dieses Befundes jedoch auf den nächst folgenden Abschnitt des Ausführungsganges übergreifen würde, werde ich sie bis dahin verschieben. Hingegen ist die genannte Art in einer anderen Beziehung werth schon hier ganz speciell betrachtet zu werden.

Wir sind den Vasa deferentia in deren Verlaufe von den Follikeln an gefolgt, bis zur Wurzel des Penis, und wollen sie im näch-

sten Abschnitt noch weiter verfolgen. Bisher sind beide Ausführungsgänge unter sich vollständig frei gewesen, und zwar bei allen untersuchten Arten. Nur zufällige Krümmungen haben beide bisweilen nahe an einander gebracht, wie in der Fig. 5 im achten Segmente; und auch bei der regelmässigen Convergenz gegen die Peniswurzel hin ist uns bisher noch keine Anastomose und kein unpaariger Abschnitt engegengetreten; ja die Gänge sind sogar nicht einmal dicht an einander gekommen *).

Um so auffallender war es mir daher schon im Anfange meiner Untersuchungen eine **Ausnahme** kennen zu lernen.

Beim Männchen von *Polymitarcys virgo* wird im Imagostadium der Darm (vergl. den Anhang dieses Capitels) ausserordentlich stark von eingeschlossener Luft ausgedehnt und drückt mithin auf die Wände der Samenleiter. Der Samen wird dadurch nach hinten hin, hauptsächlich (Fig. 34) im neunten Segmente, angehäuft, und selbst die Schläuche werden etwas nach hinten gedrängt. So kommt es, dass sie sich nicht allmälig im 8. oder 9. Segmente unter den Darm hin biegen, wie es bei den meisten anderen Arten geschieht, sondern im neunten seitlich bis zur Basis der Forcepswurzel verlaufen, hier aber, nach einer rechtwinkeligen Knickung (x), convergirende Bogen (y) machen, die sich nach unten biegen, bis sie (bei z) in die Wurzel der äusseren Theile eindringen. Aber eben bei der letztgenannten Krümmung und vor dem Eintritt in das Copulationsorgan treten die beiden Vasa deferentia unter sich in Communication durch ein bogenförmiges Mittelstück (A), welches an der ventralen Wand des neunten Segmentes liegt. Dieses Communicationsrohr hat ungefär die Weite der Vasa selbst, und ist vorn ebenso blasig ausgedehnt wie diese.

Diese Anastomose (A) ist leicht zu finden, und fällt besonders an gefärbten Stücken auf, weil der Samen von Karmin stark tingirt wird (so an unserer Figur, welche eine Ventralansicht zeigt). Weil aber keine andere Art mir dergleichen Gebilde zeigte, wollte ich anfangs

---

*) Als ich früher alkalische Tinctions- und Einbettungsmassen benutzte, erhielt ich von *Palingenia longicauda* Schnittreihen, wo die beiden Samenleiter »bisweilen vor der Basis der Penes ziemlich dicht an einander stossen, jedoch — — unter sich keine Communication bildend« (Morph. Jahrb. 1883, S. 170). Später, als ich Alaunkarmin und Celloidin benutzte, fand ich sie ebenso weit auseinander (vergl. Fig. 23, 24), wie bei anderen Arten. Wenn die Ursache nicht in der technischen Methode lag, mögen es wohl zufällig samenreichere Individuen gewesen sein, die ich 1876 geschnitten hatte.

daran zweifeln, indem vielleicht die Schläuche nur *über* oder *dicht an* einander lägen. Die eingehendste Untersuchung an lückenlosen Schnittreihen in querer, sagittaler und horizontaler Richtung, und zwar an vielen Exemplaren und an genügend dünnen Schnitten hat mich indessen überzeugt, dass eine wirkliche Anastomose hier vorliegt, innerhalb deren Wände die Spermatozoen ununterbrochen zu erkennen sind. Wie diese exceptionelle Bildung bei der Larve ensteht wäre interessant zu erfahren; ich besitze aber keine Larven und muss es also gegenwärtig dahingestellt sein lassen. (Aus *Eaton's* Werk ersehen wir, dass *Polymitarcys Savignii* Eat. fast ganz ähnliche äussere Geschlechtstheile hat wie *P. virgo;* es wäre daher von Belang auch sie einer eingehenden Untersuchung zu unterwerfen).

Ebenso wenig wie die früheren Autoren habe ich im Hinterleibe **accessorische Anhänge** an den Vasa deferentia finden können. Zwar hat seiner Zeit *Swammerdamm* zwei Drüsen erörtert und abgebildet, welche bei *Palingenia longicauda,* unter sich vereinigt, den Samenschläuchen sich anschliessen sollen. Aber trotz speciellem Nachsuchen ist es mir nicht gelungen, solche bei der Imago dieser Art zu finden. Möglich wäre es allerdings, dass sie hier ebenso entstellt wären, wie die Darmwand (siehe den Anhang) und daher leicht übersehen würden, während sie bei den Larven kenntlicher wären; ich muss, aus Mangel an Larven, dies dahingestellt lassen, und hebe nur die Möglichkeit hervor, dass *Swammerdamm* vielleicht Theile vom Fettkörper gesehen hatte.

Es bleibt uns nun übrig nachzusehen wie sich die Functionen vollziehen, welche den genannten mangelnden Organen obliegen sollten. Diese Frage findet ihre Lösung darin, dass der grösste Theil des Vas deferens selbst erweitert ist, und das Drüsenepithel dieses ganzen Abschnittes die Flüssigkeit secernirt, welche dem Samen beigemischt wird und bei der Paarung vonnöthen ist: dieser Abschnitt des Samenleiters selbst ist also eine Art *glandula mucosa.* Derselbe Abschnitt bewahrt auch die fertigen Zeugungsprodukte bis zur Paarung auf, und ist mithin auch eine Art *vesicula seminalis.* Es ist also noch zu keiner Functionstheilung gekommen, sondern die Vasa deferentia selbst in undifferenzirtem Zustande besorgen die genannten Functionen.

c) Die äusseren Geschlechtstheile und Ductus ejaculatorius.

Erst relativ spät zeigen sich bei der Larve die ersten Anfänge des äusseren Copulationsapparats. Wie schon oben angegeben, inseriren

nämlich die Samenleiter noch bei halberwachsenen Larven einfach in den Hinterrand des neunten Sternits.

Seitlich um diese Punkte wuchert je ein Höckerchen hervor, das bei der Häutung zur Nymphe äusserlich sichtbar wird. Bei den **Nymphen** (Fig. 2) von *Hept. venosa* stellen sie zwei convergirende, konische Zapfen (*f*) dar, welche seitlich, unterhalb des Anus und der Setæ caudales (*sc*) hervorragen. Zwischen beiden liegt eine Ausbreitung des letzten sichtbaren (neunten) Sternits, welche durch eine mittlere, schuppenförmige Lamelle (*fl*) sich dem hintersten Tergit anschliesst, den Anus und die Wurzel der Setæ von unten verdeckend. Diese Zapfen sind die hervorprossenden beiden Hälften des Forceps und seine Lamelle könnte der Subgenitallamelle anderer Insecten gleichgestellt werden.

Der Penis wird auch in Form zweier Hypodermiswucherungen angelegt, und zwar eben da, wo die beiden Vasa deferentia inseriren. Bei der Nymphe liegt das Begattungsglied zwischen den beiden Forcepsanlagen, aber vollständig verdeckt durch die soeben besprochene lamellare Ausbreitung (*fl*) des neunten Sternits. Wird aber diese entfernt, so ist bei den Nymphen der halb entwickelte Penis (Fig. 1, 2 und 5, *pb*, *pa*) leicht sichtbar. Bei *Heptagenia venosa* stellt das Organ einen konischen basalen Zapfen (*pb*) dar, welcher zwei schief gestellte abgerundete Knöpfchen (*pa*) trägt, die durch eine mediane Furche getrennt sind. Die von den beiden Knöpfchen gebildete Apex penis (*pa*) ist am lateralen Rande durch eine tiefe Einschnürung von der Basis penis (*pb*) getrennt, wo die äussere Chitinhaut hineindringt. Die seitlichen Theilen des Apex werden in situ durch die ventral hinüber gelagerten Forcepsanlagen (Fig. 2) verdeckt, weshalb ich das Organ auch isolirt (Fig. 3) abgebildet habe.

Bei den übrigen Arten, die ich in Bezug auf die Entwickelung dieser Organe untersucht habe, fand ich keine erwähnungswerthe Differenz vom Befunde bei *Heptagenia venosa;* nur die äusserliche Form derselben ist für die verschiedenen Arten charakteristisch.

Bei der Entfaltung der Nymphe zur **Subimago** werden diese Theile bedeutend vergrössert; ihre Form ist indessen noch ziemlich abgerundet und weniger charakteristisch als bei der **Imago,** wo sie für jede Art sehr kenntliche Ausbuchtungen, Ecken und Stacheln erhalten. Da es mir doch wenig daran liegt, diese zwei Häutungen gesondert zu betrachten, werde ich die ganze Umgestaltung direct behandeln, umsomehr,

da beide Häutungen bisweilen sehr rasch auf einander folgen. Ich werde wieder *Heptagenia venosa* zunächst besprechen.

Von den Forcepsgliedern wird das Basalstück (Fig. 5, *f*) noch stärker verdickt und seitwärts noch mehr verbreitert als bei der Nymphe. Durch die Nymphenhaut schimmert das zweite Forcepsglied der Subimago sammetartig behaart hindurch (so auf der einen Seite abgebildet, auf der anderen in Durchschnitt); an der entschlupften Subimago wird es ausserordentlich verlängert und erscheint mithin weniger dicht mit Härchen besetzt; es wird endlich bei der Imago (Fig. 5) ganz glatt, und ist nur am inneren Rande mit platten Härchen versehen. Die beiden letzten Glieder verbleiben ziemlich klein. Zwischen den beiden Wurzelgliedern dehnt sich die oben schon erwähnte Forcepslamelle (*fl*) noch breiter aus, als vorher.

Das Begattungsglied selbst ist ebenfalls verlängert, stärker chitinisirt und ragt hinter der deckenden Forcepslamelle (*fl*) hervor, während es sich (vergl. Fig. 13) ein wenig dorsalwärts krümmt. Die tiefe Einschnürung an der Larve zwischen Basis (*pb*) und Apex penis (*pa*) ist nun (Fig. 5) fast rechtwinklig geöffnet, indem die früher knopfförmigen Enden sich frei ausgebreitet haben. Der Hinterrand des Organs ist ebenso tief eingeschnitten wie früher, und hat charakteristische Chitingebilde erhalten, vor allem zwei starke Stacheln (*st*), welche an der ventralen Seite zwischen den beiden Penishälften frei nach hinten gerichtet sind; sie sind ein Produkt der Hypodermiswucherungen, welche in Fig. 2, 3 schon bei der Nymphe sichtbar waren. An der Ventralseite wird endlich ein erhabener Rand bemerkbar, welcher vom äusseren Umfange des Apex penis gegen die Medianlinie sich erstreckt, und gegen die Basis der Stacheln sich nach vorn buchtet. Der Basaltheil des Penis (*pb*) ist länger, mehr cylindrisch und stärker geworden. Er bildet nun einen mächtigen Anhang des neunten Segmentes, beweglich gegen dasselbe durch weiche Gelenkhäute, aber nicht in den Hinterleib hinein verschiebbar. Auf seiner Dorsalseite (Fig. 13) ragt das letzte, zehnte Segment nach hinten, welches die Afteröffnung, und die nunmehr bloss zwei Setæ caudales trägt; an der Figur 5 kann aber dieses Segment nicht sichtbar werden.

Gerade diese zwei Organe, Forceps und Penis, sind von *Eaton* in seiner Monographie der Ephemeriden bei sehr vielen Arten abgebildet worden, und ein Blick auf seine Tafeln III—VI giebt eine Vorstellung von den variirenden Formen derselben bei Gattungen und Arten. Überall findet man das Begattungsglied mehr oder weniger zweigetheilt.

Leider aber ist an diesen Tafeln der Wurzeltheil des Penis nie ganz sichtbar, vielmehr öfters gänzlich weggelassen, begreiflicherweise weil er von der Forcepslamelle verdeckt wird und also keine leicht sichtbaren, systematisch verwerthbaren Charaktere liefert. Ich verweise, in Bezug auf das Äussere des Penis, auf diese Tafeln hin, und werde nun die inneren Theile desselben besprechen, zunächst bei *Heptagenia venosa.*

Wie wir erwähnt haben, inserirten die hinteren Spitzen der engen Vasa deferentia bei halberwachsenen Larven einfach in die Hypodermis des Hinterrandes des vorletzten, neunten Sternits. Eben dort wucherten die beiden Penisanlagen hervor, und sie nehmen dann diese Insertionsstellen mit sich. Die beiden Samenleiter müssen also in den Wurzeltheil des als Penis bezeichneten Organs dringen, und auf ihr Verhalten eben hier wird es bei unserer Fragestellung ankommen, da wir bisher keinen unpaarigen Endabschnitt gefunden haben. Ich habe deswegen keine Mühe gespart um eben diesen Abschnitt eingehend an lückenlosen Reihen von Horizontal- und Querschnitten sowohl bei dieser Art als bei den Anderen zu studiren.

Die Fig. 5 ist nach einem einzigen bis zur Wurzel des Penis reichenden Horizontalschnitt gezeichnet, welcher gerade längs der beiden Ausführungsgänge gefallen ist; nur das eine Vas deferens ist nach mehreren Schnitten complettirt. Weil aber der jetzt zu untersuchende Abschnitt des Samenleiters durch ein Organ passirt, welches sich von der Ebene dieses Schnittes (Ventralansicht!) dorsalwärts krümmt, — wie dies Fig. 13 und 28 in Seitenansicht zeigen — wurden zum Complettiren des Penis sechs successive Schnitte beim Zeichnen combinirt. Um ferner dessen Lage hinter der Forcepslamelle zu verdeutlichen wurden, zur Vervollständigung der Forcepswurzel (*fl*) vier mehr ventral gelegene Schnitte hinzugenommen. Und endlich waren zur Bestimmung der Insertion der beiden Setæ caudales (*sc*) noch fünf dorsale Schnitte zu beachten. Der Apex abdominis ist also in Fig. 5 nach 16 combinirten Schnitten gezeichnet, und hat sich bei Confrontation mit ganzen Exemplaren als correct erwiesen.

Zur Controle dieser Combination gebe ich die Einzelabbildungen einer lückenlosen Reihe von Querschnitten desselben Organs (Fig. 14—20). Beide Schnittreihen sind technisch gleich (vergl. S. 36, *c* und V) behandelt worden; zum Überfluss will ich noch hinzufügen, dass alle Conturen möglichst genau mit Camera bei gleicher Vergrösserung von mir selbst gezeichnet sind. Sie verificiren sich gegenseitig so gut

wie man es von zwei Exemplaren nur wünschen darf, was durch Messungen an den correspondirenden Stellen leicht zu bestätigen ist. Zur ferneren Controle habe ich aus derselben Reihe von Querschnitten noch einige aus verschiedenen Abschnitten weiter vorn ausgewählt, und in etwas geringerer Vergrösserung abgezeichnet (Fig. 8—11).

Zunächst erkennen wir aus den Querschnitten die äussere Gestaltung der Geschlechtstheile: die zwei basalen Glieder des Forceps (f_1, f_2) und die ventrale Forcepslamelle (*fl*); das Integument der letzteren geht in Fig. 14 auf die Basis des Penis (*pb*) hinüber; schon in Fig. 15 legen sich beide an einander, und in Fig. 16 sind sie deutlich isolirt. Dorsalwärts sind die beiden Hälften des Apex penis (*pa*) in Fig. 15—18 noch verbunden, hingegen in Fig. 19 und 20 getrennt. Zwischen den beiden Hälften liegen an der Ventralseite (Fig. 16—20) die beiden Stacheln (*st*); auch der krumme erhabene Rand (*r*) wird an der Ventralseite des Penis sichtbar. Die Setæ caudales hingegen sind um Raum zu sparen weggelassen und an der einen Seite ebenso der Forceps.

An der Insertionsstelle des Penis entspringen auf beiden Seiten Muskelfasern (Fig. 5, *mp*), welche sich seitlich durch den cylindrischen Theil des Organs (Fig. 12, 14) erstrecken um an dessen Dorsalseite zu inseriren (Fig. 15), gerade ehe sich der Apex penis ausbreitet. Ausserdem dient der Insertionsrand des Penis zum Ansatz für Muskeln, die in das neunte Segment hinein verlaufen.

Die beiden erweiterten Samenausführungsgänge verengern sich während des Convergirens im Anfange der Peniswurzel und dringen endlich, eng und cylindrisch (Fig. 5, *de*), zunächst parallel, zwischen die lateralen Muskeln des Penis ein (Fig. 12, *de*). Dann krümmen sie sich mehr gegen die Dorsalseite hin (Fig. 14, *de*) und verlaufen unter den letzten Muskelstreifchen (Fig. 15) in den Apex penis. Hier werden beide trichterförmig verbreitert (Fig. 5) und zugleich in dorsoventraler Richtung flachgedrückt (Fig. 16—19, *de*); als solche münden sie durch eine schlitzförmige Oeffnung (Fig. 5, 20, *o*) lateral am hinteren Umfange des Apex penis.

Während dieses Verlaufes kommen die beiden Röhren unter sich gar nicht in Contact. Um beide herum ist genügender Raum für eine bei der Ejaculation etwa nöthige Erweiterung des Lumens, wie wir sie bereits im Hinterleibe kennen gelernt haben. Die Wände lassen bis nahe an die Mündung eine Muskelschicht erkennen, und die Epithelschicht reicht bis an die Mündung hin, wo sie direct in die Hypodermis des Schlitzes übergeht. Eine Chitinhaut habe ich in den Röhren nicht

gefunden, wohl aber sogleich an den Lippen des Schlitzes; letztere sind in der Trichtermündung an der Ventralseite wie gerieft, weil die Hypodermis hier in Falten gelegt ist.

Nachdem wir nun die Endabschnitte der Samenausführungsgänge bei den Imagines erkannt haben, wollen wir noch einen Blick auf den Penis bei der Nymphe werfen, den wir S. 47 nur in Bezug auf seine äussere Gestaltung betrachteten. Figur 2 und 3 — aus vier Horizontalschnitten combinirt — zeigen uns, dass dieselben engen Röhren auch hier bogenförmig das Glied durchsetzen und, wie bei der Imago, sich trichterförmig nach hinten verbreitern. Querschnittreihen zeigen uns Bilder, die von denjenigen der Imago in Bezug auf die äussere Form und Lage der Theile in der Weise abweichen, wie wir sie schon kennen lernten. Diejenigen Schnitte, welche durch den Apex penis fallen, bieten indessen noch einiges Interesse dar. Hier (Fig. 4) lässt sich das Chitin-Integument der Nymphe, der Subimago und der Imago, unter einander gelegen, unterscheiden. Die erstgenannte (*l*) umgiebt einfach den Apex, die Subimagohaut (*sim*) schickt ausserdem eine Chitinlamelle zwischen die Lippen der trichterförmigen Ostia genitalia (Fig. 4, *o*) hinein, welche sich an Querschnitten bis in den Anfang der Basis penis verfolgen lässt. Nach der Abstreifung dieser Lamelle mit den Exuvien habe ich, wie schon erwähnt, keine Chitinintima mehr im Trichter der Imago finden können. Die Ostia genitalia des Männchens werden also bei der letzten Häutung eröffnet.

Unter den sämmtlichen Arten meines Materials habe ich keine einzige gefunden, welche in diesen Beziehungen wesentlich von der beschriebenen *Heptagenia venosa* abwiche. Die beiden Endabschnitte lassen sich, bei genügender Kenntniss ihrer Lage, sogar leicht nachweisen. Schneidet man nämlich ein gehärtetes Spiritus-Exemplar durch einen Horizontalschnitt vorsichtig in zwei fast gleiche Hälften, so wird — wie aus den Fig. 11, 10, 9, und noch deutlicher aus den Seitenansichten Fig. 13 und 28, zu ersehen ist — die dorsale Hälfte den Darm, die ventrale die Geschlechtsgänge enthalten. An der letztgenannten kann man sogleich, noch besser aber nach Tinction und Aufhellung, den beschriebenen Verlauf der Gänge erkennen. Vortheilhaft bleibt es immerhin, den Bau an lückenlosen Schnittreihen zu studiren, weil nur diese eine eingehendere Untersuchung erlauben. Die Präparate erweisen sich, in Canadabalsam eingeschlossen, als ausserordentlich instructives Vergleichsmaterial bei systematischer Bestimmung der Arten; danach sind die Fig. 29—34 in Ventralansicht gezeichnet; sie werden ohne

Beschreibungen die Ausmündungsweise dieser als Proben gegebenen Arten erläutern.

Nicht immer ist das Endstück trichterförmig erweitert, sondern, wie bei *H. semicolorata* und *Potamanthus*, einfach porenförmig. Bei *Palingenia longicauda* sind die beiden Genitalporen schon von *Cornelius* ganz richtig erkannt und abgebildet worden (*Corn.*, Fig. 4, J *a*), wie sie auch bei *Eaton* (III, 17 *a*) gezeichnet sind. Zur Complettirung meiner oben schon besprochenen Querschnitte dieser Art (Fig. 22—24) habe ich noch drei Schnitte (Fig. 23—27) aus derselben Reihe abgebildet, welche den Verlauf der beiden Endröhren (*de*) durch die beiden Penes nachweisen.

Derartige Poren sind vielleicht auch die von *Eaton* bei *Heptagenia borealis* (VI, 11) und *volitans* (VI, 20) gezeichneten, die ich jedoch nicht controllirt habe.

Polymitarcys virgo, die oben (S. 45) als eine auffallende Ausnahme näher beschrieben wurde, macht auch darin einen eigenartigen Eindruck, dass die beiden Gänge eben während ihres Verlaufes durch die Penes (Fig. 34, *zp*) ausserordentlich erweitert und strotzend voll von Samen sind. Nur dicht vor dem schwach trichterförmigen Ostium genitale (Fig. 35, *o*) ist das Rohr (*de*) noch eng, wie durch einen Sphincter verschlossen.

Hier muss ich noch eine Abbildung *Eaton's* besprechen, nämlich die der *Ephemerella ignita* (V, 7). Ein Vergleich dieser Figur mit der meinigen (Fig. 31) wird erweisen, dass jene auf einer unrichtigen Deutung beruht. Die beiden divergirenden Endröhren (vergl. meine Figur) lassen zwischen sich einen keilförmigen, relativ durchsichtigen Theil des Penis, während sie selbst und die noch mehr seitlich verlaufenden Muskeln opak erscheinen. An *Eaton's* Figur sind diese Theile daher dunkel schroffirt; sie geben aber dadurch (wenigstens mir) den Eindruck, als wäre der ganze Penis einfach conisch, aber hohl und an der ventralen Wand dreieckig ausgeschnitten, — eine Form, die unter den Ephemeriden nicht vorkommt. —

Accessorische Anhänge der Ausführungsgänge sind innerhalb des Penis noch weniger vorhanden, als im Hinterleibe. Konnte aber der erweiterte Abschnitt vorne functionell als eine Art *vesicula seminalis* und *glandula mucosa* bezeichnet werden, so liegt kein Grund vor, eine etwa noch in den Penis hinein sich erstreckende Erweiterung (z. B. bei *Polymitarcys*, Fig. 34, *zp*) anders aufzufassen.

Immerhin aber bleibt, wenn auch nicht der ganze Penisabschnitt, so doch ein Endstück desselben eng, wie im undifferenzirten Larvenstadium. Diese beiden Endabschnitte können dann als zwei selbstständige **Ductus ejaculatorii** (*de*) bezeichnet werden.

Die Untersuchung der männlichen Geschlechtsorgane der Ephemeriden hat also das Resultat ergeben, dass die beiden Ausführungsgänge von den Hodenfollikeln an durch den ganzen Hinterleib unabhängig von einander verlaufen, und ebenfalls die zum Theil äusserlich verwachsenen zwei Begattungsglieder selbstständig durchsetzen. Es existiren also hier gar keine unpaarige Theile, speciell kein unpaariger Endabschnitt der Ausführungsgänge und kein median gestellter unpaariger Penis. Vielmehr bilden die Ephemeriden unter den Insecten das erste Beispiel, dass die männlichen Geschlechtsorgane *vom Anfang bis Ende paarig sind.*

Es ist nicht zu verkennen, dass diese Insectengruppe darin eine Anknüpfung zu Organisationsverhältnissen darbietet, welche bei niederen Gliederthieren obwalten.

Was hingegen die einzige bisher bekannte Ausnahme dieser Regel betrifft (*Polymitarcys*), so bietet sie uns ein ganz besonderes Interesse in der Möglichkeit, den Befund bei den Ephemeriden mit dem bei anderen Insecten zu verknüpfen.

Es liegt dabei auf der Hand, dass wir unter den nächsten Verwandten eben dieser Insectengruppe am ehesten die nächsten Glieder der morphogenetischen Reihe von männlichen Geschlechtsorganen aufzusuchen haben.

Anhang:

d) Über die Metamorphose des Darms und dessen Einfluss auf die Lage und die Verrichtungen der Geschlechtsorgane.

In der vorhergehenden Beschreibung der männlichen Geschlechtsorgane war ich schon einige Male veranlasst, wie es noch beim Weibchen der Fall sein wird, die Veränderung des Ephemeridendarms bei der Metamorphose mit in Betracht zu nehmen. Allerdings war es meine Absicht die schon im J. 1876 hierüber erlangten Resultate allein für sich mitzutheilen. Weil aber dies bisher nicht geschehen ist, und die

Geschlechtsorgane bezüglich ihrer Lage und Verrichtungen gewissermaassen vom Darme beeinflusst werden, erscheint es mir zweckmässig die Beobachtungen hier vorzulegen, und zwar um so eher als die dazu nöthigen Abbildungen auch sonst zum grössten Theile der vorliegenden Arbeit beigelegt werden. So möchte ich diesen Abstecher vom Thema erklärt wissen. —

Bereits *Swammerdamm* hat eine Darstellung des Darmes von *Palingenia longicauda* gegeben. Dieser ist (S. 106) im Larvenstadium ein dünnhäutiger, auswendig glatter, inwendig runzeliger Schlauch, welcher sich direct vom Mund zum Anus erstreckt. Er zerfällt in verschiedene Abschnitte, wie der Oesophagus im Kopfe, der Magen im Thorax und im 1. und 2. Segmente, der Dünndarm im 3.—7. Segmente des Hinterleibes, worauf in den drei letzten Metameren der „wunderbar und artig runzelige" Dickdarm mit dem After folgt. Der Darm enthält „Thon", — nach *Lubbock* (1866, S. 482) Diatomaceen — welcher vor dem Ausschlüpfen des geflügelten Insectes entfernt wird. Letztgenanntes (S. 112) hingegen „hat ein feines mit Luft aufgetriebenes Bläschen inwendig im Leibe, das es — — über dem Wasser erhält; man könnte auch, wenn man wollte, behaupten, sein Magen seye zu der Zeit mit Luft angefüllt, doch will ich das eben nicht versichern, indem ich hierbey noch einiges Bedenken trage".

De Geer (II, 2; Fr., S. 641; D., S. 21) hob hervor, dass die Imago Nichts frisst, wenn nicht vielleicht Thau oder Pflanzensäfte; er konnte nicht sicher sagen, ob sie überhaupt einmal eine Maulöffnung besitzt. *Ramdohr* (1811, S. 151), *Dutrochet* (1818), *Suckow* (1828) und *Burmeister* (1832, I, S. 158) konnten hierüber nichts Neues darbieten. Dagegen gaben *L. Dufour* (S. 579, Tab. XI, Fig. 167, ♀ im.) und *Pictet* (S. 90, Tab. II, Fig. 6) über die äussere Form des Darmes und seine successiven Abschnitte Berichte, die doch etwas von einander abweichen weil theils nicht dieselben Entwickelungsstadien, theils verschiedene Momente der Verrichtung beobachtet wurden.

Speciell hob *Pictet* (S. 90) hervor, dass die Untersuchung des Darmes sehr grosse Schwierigkeiten darbietet „à cause de la ténuité de ses parois et de l'état de vacuité et atrophie où il se présente à l'état parfait". Nach *v. Siebold's* (Lehrb., S. 597) Angabe erscheinen diese Wände vom Anfang bis Ende äusserst dünnhäutig, und die Speiseröhre soll unmittelbar in den blasenförmig erweiterten Magen übergehen. *Burmeister* (1839, II, 2, S. 794) hatte schon früher bestätigt,

dass der Darm blos mit Luftblasen angefüllt sei; dasselbe giebt auch *Eaton* (1871, S. 41) an.

Der letzte Forscher, welcher die Organisation der Ephemeriden eingehender dargestellt hat, *Vayssière*, giebt uns zahlreiche Angaben über die Mundtheile und die Vasa Malpighii der Larve, beschränkt sich aber in Bezug auf den Darmkanal selbst auf wenige Notizen (S. 115, 116, 119), und berücksichtigt den des Imago nicht. Er unterscheidet einen „oesophage, d'un diamètre assez minime et excessivement court" im Kopfe; im Thorax erweitere sich der Magen plötzlich und erstrecke sich theils cylindrisch, theils conisch durch vier oder fünf Hinterleibssegmente. Die Wände seien vorn „peu musculaires mais très glandulaires", nach hinten dagegen bestehen sie fast nur aus Muskelfasern, die in querer und longitudinaler Richtung verlaufen. Der Afterdarm (S. 119) ist muskulös. Bei *Heptagenia longicauda* fand *Vayssière* an der ventralen Wand des Afterdarmes in der Medianlinie „un fort bourrelet interne, uniquement musculaire", welche er in den Figuren 38 (*s*) und 48 (*a*) abbildete *). Der Anus soll an der Ventralseite zwischen dem 9. und 10. Ringe gelegen sein.

Die meisten der Angaben *Vayssière's* über die Form des Darmes bei der Larve kann ich aus eigener Anschauung bestätigen. Auch seinen „bourrelet interne" im Afterdarme habe ich gefunden, sehe aber darin nur den nächst vorher liegenden Abschnitt des Darmes, (vergl. meine schematische Figur 21 *bis*, *L*, *c—i*), welcher ein Stückchen längs der Ventralseite des Afterdarms verläuft, ehe er durch eine enge Oeffnung in denselben mündet. Seine longitudinalen Muskeln setzen sich dann an der ventralen Wand des Hinterdarms noch ein Stück fort und bilden daselbst die in das Darmlumen hineinragende Leiste. Ich habe dies an Larven von *H. venosa* an Reihen von Querschnitten constatiren können. So zeigt meine Fig. 8 noch bei der Imago die Einmündung des Mitteldarms (*i*) in den Hinterdarm (*c*), unter welchem der erstgenannte mehrere Schnitte hindurch deutlich abgegrenzt liegt; (über *Palingenia longicauda*, Fig. 21—27 und 21 *bis*, *I*, siehe unten S. 58). Der Anus liegt bei der Imago deutlich an der Ventralseite des zehnten Segmen-

*) *Vayssière* bildet in Fig. 48 zwei «corps spongieux» (*p*) ab, denen er auf S. 103 geneigt ist die Bedeutung eines ventralen propulsatorischen Apparates der Blutflüssigkeit — im Sinne *Graber's* — zu geben. Ich habe solche Gebilde nicht nur hier, sondern noch an vielen anderen Stellen gefunden; sie sind aber nichts weiter als Sammlungen von Fettzellen, die bald verschwinden.

tes; er wird doch, wie auch die männlichen Geschlechtstheile, bei der Larve ventralwärts vom Sternit des neunten Segmentes verdeckt.

Was den **Bau** der Darmwände angeht, so ist er bei der Larve und der Imago sehr verschieden. Von aussen nach innen folgen nach einander bei der Larve, ausser der dünnen Peritonealhülle: die Muskelschicht, das Drüsenepithel und — im Vorder wie im Hinterdarm — die Chitinhaut.

Bei der Larve sind die Muskelfasern des Darmes deutlich quergestreift; ich habe jedoch seit dem J. 1876 diese Querstreifung nicht aufs neue und eingehender histologisch untersucht. Die Ringfasern überwiegen und liegen dicht an einander; die Längsfasern breiten sich vom hinteren Ende her aus, sind aber nach vorn spärlicher vorhanden. Im Afterdarm ist die Muskelschicht stärker entwickelt und am Rectum, wie am Munde, finden sich sowohl sphincterartig angeordnete Ringmuskeln, wie auch radiäre Fasern, welche letzteren die Darmmündung öffnen.

Das Drüsenepithel ist bei der Larve im ganzen Darme deutlich, und geht an den beiden Enden unmittelbar in die chitinogene Hypodermis über. Es hängt mit der Muskelschicht nur locker zusammen. An den Stellen, welche durch die Ringmuskeln verengt werden — wie im Schlunde, im Anfange des Hinterdarms und am After — legt sich die Epithelschicht in Längsfalten, und zeigt daher im Querschnitt eine sternförmige Figur. Die Drüsenzellen sind gross und haben grosse runde Kerne, welche je nach der Ausdehnung des Darmes, durch die Contenta mehr oder weniger dicht an einander zu stehen scheinen. Am grössten sind die Kerne im Hinterdarme, bedeutend kleiner hingegen an dessen verengtem Anfange, wo die Malpighischen Gefässe einmünden.

Die Chitinhaut setzt sich vom Integumente her durch die beiden Oeffnungen des Darmes in dessen äussere Abschnitte fort und nimmt hier allmählich an Stärke ab. Bei *Potamanthus,* vielleicht auch bei anderen Gattungen, finden sich am inneren verengten Abschnitte des Hinterdarms etwa 12 längliche Felder mit feinen nach hinten gerichteten Härchen, welche den auszuwerfenden Contenta nur den Weg nach hinten hin erlauben. Die Chitinschicht wird bei jeder Häutung der Larve vom Munde aus und per anum abgestossen, und dann wieder neugebildet *)

---

*) Im Hinterdarme der Larven, speciell von *Heptagenia*-Arten, *Oligoneuria* u. A. finden sich sehr häufig Nematoden als Schmarotzer, deren *Vayssière* (S. 126—129) nicht erwähnt. Die von ihm Fig. 67 abgebildete Art kommt auch bei *Polymitarcys virgo* sehr häufig vor.

Wenn die *Metamorphose* bevorsteht, nimmt die Nymphe bekanntlich keine Nahrung mehr zu sich; die Contenta werden entfernt oder bleiben zum Theil noch innerhalb der Chitinhaut des Afterdarmes liegen. Das Drüsenepithel hebt sich von der Chitinintima ab, wie sonst auch die Hypodermis der Nymphe von der abzuwerfenden Nymphenhaut. Beim Herauskriechen der Subimago wird die soeben besprochene Chitinintima des Hinterdarmes mit den restirenden Contenta per anum herausgezogen und bleibt an den Exuvien hängen. Die Chitinschicht des Vorder-, und noch mehr die des Afterdarmes, wird dann blos dünn restituirt.

Bei der Subimago und der Imago sind, wie schon längst bekannt, die Mundtheile verkümmert. Der Vorderdarm im Kopfe und der Hinterdarm werden durch die Metamorphose weniger verändert, der Mitteldarm hingegen in Bezug sowohl auf Form als Structur wesentlich entstellt. Da dieser Vorgang auf einer Aufblasung durch Luft beruht, wollen wir vorerst die mechanischen Momente im Vorderdarme beschreiben, welche dazu beitragen.

Es ist eine ganz falsche Vorstellung (vergl. oben S. 54), dass der Munddarm, weil die Mundtheile verkümmert sind, sehr eng würde; er ist vielmehr weit genug, aber durch starke Ringmuskeln (Fig. 36, 37, *mc*; *Palingenia longicauda*) zusammengeschnürt. In Folge dessen sind die Drüsen und die Chitinschicht in Längsfalten (*pll*) gelegt, welche an Querschnitten (Fig. 37) eine etwa 7-strahlige, sternförmige Figur zeigen. Radiäre Muskeln (*mr*) erstrecken sich von der Circumferenz des Munddarmes strahlenförmig in verschiedene Richtungen bis zum Integumente des Kopfes. Von der Mundöffnung erstreckt sich das Rohr (Fig. 36) zunächst ein wenig aufwärts und etwas nach vorne hin, dann in rechtem Winkel schief aufwärts gegen den Scheitel (*v*) hin. In Fig. 36 ist eben derjenige Sagittalschnitt abgebildet, welcher mitten in die medianen Längsfalten (*pll*) gefallen ist. Der sehr enge, offen gebliebene Centralkanal macht oben am Scheitel plötzlich wieder einen fast rechten Winkel abwärts und nach hinten, und dehnt sich, einige Querfalten (*plt*) im Halse bildend, im Prothorax blasenförmig aus (*i*). Die Ringmuskulatur und die wiederholten rechtwinkligen Knickungen des engen offenen Lumens, und endlich speciell die erwähnten Querfalten im Halse verschliessen den Munddarm beim Drucke vom Mitteldarme (*i*) her gänzlich, falls nicht die radiäre Muskulatur den Verschluss antagonistisch aufhebt.

Sobald die Subimago, und noch mehr die Imago, sich in der Luft aufgehalten hat, findet man den vorher collabirten Mitteldarm mit

Gas gefüllt. Ich stelle mir vor, ohne es jedoch untersucht zu haben, dass es nur atmosphärische Luft ist, und dass diese in folgender Weise hineinkommt. Durch die Bewegungen der Körperringe in Folge der Muskelcontractionen wird der Körper rhytmisch ausgedehnt und zusammengepresst. Bei der Ausdehnung kann die Luft leicht durch den Munddarm in den Mitteldarm hineingesogen werden; heraus kann sie nicht gelangen, auch nicht bei Contractionen der integumentalen Muskulatur, da der Druck von innen her die Klappenmechanik nur schliesst, und auch die Ringmuskulatur es verhindert. So wird der Mitteldarm allmälig von Luft gefüllt.

Seine Oeffnung zum Hinterdarme (Fig. 22—27; 21 *bis*, *i—c*) wird gleichfalls verschlossen, nicht nur durch die Ringmuskulatur, sondern ebenfalls auf einfach mechanische Weise. Bei der Larve (Fig. 21 *bis*, *L*) mündete der Mitteldarm (vergl. oben S. 55) allmälig durch einen engen Gang (*i—c*) an der Ventralseite in den Hinterdarm, dessen dorsales Vorderende blindsackartig nach vorn erweitert ist; die Contenta können sich dann nur rückwärts bewegen. Bei der Imago (wenigstens von *Palingenia*, Fig. 22—27, und 21 *bis*, *I*) dehnt sich umgekehrt das dorsale Hinterende des Mitteldarmes, in Folge der eingesogenen Luft, oberhalb des engen Zwischenganges (*i—c*) und des Anfanges vom Hinterdarm aus. Bei zunehmendem Luftdrucke (in Folge der Contraction der Hautmuskulatur) wird die Wand des Mitteldarmes das Lumen der unterliegenden Röhren flach drücken oder endlich ganz verschliessen. Auch im Hinterdarme legt sich eine verticale Darmwand-Duplicatur (Fig. 26, 27, zwischen *c—a* und *c—r*), klappenartig das Rectum zuschliessend, an. Die Luft findet also auch hier keinen Ausgang.

Wenn keine Luft mehr durch die Ausdehnung der Körperwände eingesogen werden kann, und die Muskulatur sich krampfhaft zusammenzieht, wird die im Darme eingeschlossene Luftmasse comprimirt und dehnt dabei die Darmwände nicht nur blasenförmig aus, sondern presst sie allen anderen Organen dicht an. In Folge dessen werden die frühere Gestaltung, die Structur und die Function des Darmes wesentlich verändert. Er stellt nunmehr kein activ thätiges Organ dar, sondern gewinnt mehr die Bedeutung eines passiven Mittels für fremdartige Functionen.

Was zunächst die **äussere Gestaltung** des Mitteldarmes bei der Imago betrifft, so richtet sie sich vollständig passiv nach den umgebenden Organen. Schon im Prothorax (Fig. 36, *i*) legt sich die zu einer äusserst dünnen Membran aufgeblasene Darmwand den

Muskeln, dem Integumente und dem Ganglienstrange dicht an. Im Meso- und Metathorax geben hingegen die Thoracalmuskeln dem Darme eine cylindrische oder prismatische Form. Die Membran legt sich nämlich hier, wie es an Querschnittreihen zu sehen ist, nach oben der Ventralseite der beiden median gelegenen dorsalen Längsmuskeln und den lateral liegenden Tracheen-Längsstämmen an, ferner seitlich den beiden in dorso-ventraler Richtung gegen die ventrale Medianlinie convergirenden Muskeln, und endlich nach unten ebenso der Bauchganglienkette dicht an.

Im Hinterleibe des Männchens, wo nicht gerade voluminöse Organe liegen, erreicht die Ausdehnung ihr Maximum. Der erste Blick auf Querschnitte vom Hinterleibe, z. B. von *Palingenia longicauda* (Fig. 22—25), lässt sogar einem Zweifel Raum, ob überhaupt noch ein Darmkanal hier existirt. Bei genauerem Nachsehen, und besonders beim Vergleiche einer lückenlosen Schnittreihe, erweist sich doch die Identität der Darmwand mit der dünnen Membran (*i*), welche die überaus grosse mittlere Höhlung (das Darmlumen) begrenzt und epithelartig alle Nachbarorgane überzieht. Sie erscheint an Querschnitten einem Epithel um so ähnlicher, als sie durch die Coagulation des Blutes (im Spiritus) jedem Organe dicht angeheftet ist.

Besonders eine — sonst bedeutungslose — Stelle im Hinterleibe will ich hervorheben, wo die Ausdehnung am deutlichsten hervortritt. Gerade am Anfange des ersten Hinterleibssegmentes erstreckt sich ein kleiner Muskel quer durch die Leibeshöhle, ein wenig von der Ventralseite entfernt; die Darmmembran erhebt sich hier von der Ventralseite vertical hinauf, umgiebt faltenartig das Muskelchen und schmiegt sich wieder vertical abwärts zum Sternit zurück, um längs desselben sich weiter nach hinten fortzusetzen. An Sagittalschnitten ist diese Duplicatur der Membran leicht zu constatiren.

Beim Männchen erstreckt sich diese Höhlung des Darmes gewöhnlich bis in das 7.—8. Segment hinein, wesshalb auch dieser Theil des Körpers an lebendigen Thieren aller zart gebauten Arten fast durchsichtig ist. Dagegen werden die 2—3 letzten Hinterleibsringe von den Samenschläuchen, den Malpighischen Gefässen und dem Afterdarm in Anspruch genommen. Bei *Palingenia* (Fig. 22—27, 21 *bis, I*) und *Polymitarcys* reicht jedoch die Höhlung des Mitteldarmes sogar bis zum Anfange des 10. Segmentes, und zwar — wie oben schon angegeben — oberhalb des Hinterdarmes.

Auch der Hinterdarm ist bisweilen erweitert, jedoch nicht an allen Individuen in gleicher Weise. Dieser Abschnitt ähnelt mehr demjenigen der Larve.

Beim Weibchen füllen die Eischläuche so vollständig den Hinterleib, ja bisweilen sogar die Lücken zwischen den Thoraxmuskeln aus, dass es für den Darm nur ausnahmsweise Platz zu Erweiterungen giebt. Demnach verbleibt er unter oder zwischen den genannten Schläuchen, in Form eines engen und collabirten Rohres wenigstens im Hinterleibe, dehnt sich aber aus, je nachdem die Eier entleert werden. *Polymitarcys virgo* und *Oligoneuria rhenana* (Fig. 46) sind jedoch vor dem Absatze der Eier an der Basis des Hinterleibes fast durchsichtig, und die letztgenannte Art ebenso in dem 6. und 7. Segmente, wo die Oviducte den Darm umfassen. *Palingenia longicauda* (Fig. 48—51, *i*) zeigt nach dem Eierlegen den ganzen Mitteldarm ausgedehnt.

Diese Umgestaltung des Mitteldarmes fällt mit einer Veränderung seiner **histologischen Structur** zusammen, oder vielmehr jene wird eben durch diese bedingt. Die Untersuchung dieses Punktes dürfte indessen noch nicht als abgeschlossen zu betrachten sein.

Bei der reifen und zum Ausschlüpfen fertigen Nymphe verbleiben die Muskeln des Vorder- und Hinterdarmes, wie schon erwähnt, fast wie bei der Larve. Am Mitteldarme hingegen, speciell an dessen auszudehnenden Stellen, verschwindet die Querstreifung der Muskelfasern allmälig, so dass sie bei der Imago nur im Anfange und am Ende derselben fortbesteht. Im mittleren Abschnitte ist das Vorhandensein von circulären Muskelfasern nur als eine ringförmige Streifung der Darmwand erkennbar; die Fasern selbst aber zeigen nur einen gleichmässig feinkörnigen Inhalt, etwa als wären sie fettig degenerirt. Sie sind ausserdem in ihrem ausgedehnten Zustande schmäler geworden; die quergestreiften Ringfasern der Larve von *Heptagenia fluminum* waren 4—8 μ breit, während sie bei der Subimago und Imago 2 μ Breite haben. Dabei sind aber die Muskelkerne von ziemlich gleicher Grösse geblieben, länglich oval von 8 μ im langen und 4 μ im kurzen Durchmesser. Auch im Enddarme bleibt die Darmmuskulatur unverändert.

Die Epithelschicht, welche früher nur locker mit dem Muskelschlauche verbunden war, wird nunmehr äusserst dicht an denselben gedrückt. Ihre Zellenkerne verbleiben dabei ungefähr ebenso gross, wie bei der Larve (z. B. bei *Heptagenia fluminum* etwa 4—5 μ lang, 3—4 μ breit).

Während sie aber an den noch verengten Stellen des Darmes ebenso dicht an einander liegen, wie früher, werden sie an den ausgedehnten Stellen bis zu einem Kerndiameter von einander entfernt. So scheinen die beiden Schichten fast eine Membran zu bilden, an der jedoch zweierlei Kerne sich unterscheiden lassen.

Im Hinterdarme werden auch die sehr grossen Epithelkerne nur wenig verändert. In Fig. 25—27, *c*, sind sie demnach noch zu erkennen. Ich bemerke aber, dass in Fig. 22—26 die Wand des Mitteldarmes an so kleinen Abbildungen nicht dünn genug wiedergegeben werden konnte. Sogar bei stärkerer Vergrösserung — vergl. die meiner Tracheenuntersuchung (1877) beigelegte Fig. 4 — wird der Querschnitt der Darmwand nur als eine feine Linie (*d*) sichtbar.

Die so veränderte Structur und Gestaltung des Darmes muss begreiflicherweise ebenfalls auf seine Function einen beträchtlichen Einfluss haben. Schon lange weiss man, dass der Darm bei der Imago keine Verdauung mehr besorgt; und schon *Swammerdamm* hat mit Recht die Bedeutung des „Luftbläschens“, als das Gewicht des Körpers beeinflussend, hervorgehoben; ich möchte ihm ausserdem noch eine andere, ebenfalls physikalische Bedeutung beilegen.

Die Geschlechtsschläuche könnten allerdings — wie bei anderen Insecten — ihren Inhalt durch die Contraction ihrer eigenen Tunica muscularis entleeren; dieselbe wird aber hier durch den Druck noch anderer Muskeln unterstützt. Die im Mitteldarm eingeschlossene Luftmasse wird nämlich den übrigen Muskeln mit dem Integumente die Möglichkeit geben, auch ihren Druck, durch die passive Vermittelung des Darmes, bis weit in den Hinterleib hinein fühlbar zu machen und so die Lage und die Verrichtungen der Geschlechtsorgane zu beeinflussen. Letztere liegen nämlich gerade zwischen der genannten Luftblase und der Körperwand; ihr Inhalt wird demnach energischer nach hinten resp. nach aussen befördert.

Bei Arten, die ihre Geschlechtsproducte nur ganz allmälig abgeben — zumal bei den viviparen Weibchen — wird diese Vis a tergo kaum nöthig sein. Bei Arten dagegen, die ihre kurze Lebenszeit als Imago nur den Geschlechtsverrichtungen zu widmen haben, wird die genannte Einrichtung nicht unwichtig erscheinen. In der That finden wir den Darm vor allem bei den relativ kürzere Zeit lebenden Männchen und überhaupt bei kurzlebenden Arten aufgeblasen. Am evidentesten wird das Beispiel des Weibchens von *Poly-*

mitarcys virgo den Effect der Luftblase bezüglich des Eierlegens beleuchten, worüber ich im nächsten Capitel Näheres angeben werde. Am Männchen derselben Art wurde der analoge Effect bereits S. 45 besprochen.

Ich will nicht unterlassen zu bemerken, dass die Luft im Mitteldarme ein anderes Organsystem vielleicht noch energischer beeinflusst, als die Geschlechtsorgane. Querschnitte von *Palingenia* (Fig. 22—25) zeigen, dass (wenigstens an den in Spiritus aufgehobenen Exemplaren) auch das Vas dorsale gänzlich zusammengedrückt ist; wenn dies auch im Leben, wenigstens eine Zeit lang, der Fall ist, was wohl möglich erscheint, so muss es entschieden Circulationsstörungen hervorrufen. Mag es auch möglich sein, dass die eingeschlossene Luftmasse selbst zur Respiration durch die dünne Darmwand beiträgt, und dass demnach die Circulationsstörung nicht so erheblich die Lebensverrichtungen hemmt, so erscheint es doch möglich, dass — im Gegensatze zur vorher gemachten Combination — die Luftmasse und ihr Druck auf das Rückengefäss die Lebensdauer des Thieres direct beeinflusst, und dass die Evacuation der Geschlechtsorgane eben deswegen beschleunigt werden muss. Die ebenfalls nur kurze Zeit lebende Imago von *Polymitarcys virgo* verhält sich ganz ebenso. Ob diese Erklärung richtig ist, kann aber nur mit der Zeit experimentell entschieden werden.

---

4. Eigene Untersuchungen über die weiblichen Geschlechts-Organe der Ephemeriden.

Wie es schon aus den Berichten früherer Autoren über dieses Thema hervorging, sind folgende Abschnitte des weiblichen Geschlechtsapparates hier zu berücksichtigen: *a*) die Bildungsstätte der Eier: die Eifollikel und die Eiröhren; ferner *b*) die paarigen Ausführungsgänge oder Tuben, welche in zwei Abschnitte zu vertheilen sind: die Eikelche und die Eileiter oder Oviducte; und endlich *c*) der integumentale Abschnitt des Geschlechtsapparates. Dazu wollen wir noch einige Bemerkungen *d*) über die Paarung und das Eierlegen hinzufügen.

a) Die Ovariolen und Eiröhren.

Bezüglich der Entwickelung der Eifollikel oder Ovariolen aus der Genitalanlage habe ich keine eigenen Beobachtungen denjenigen hinzuzufügen versucht, welche *Al. Brandt* (S. 75—77) bereits gegeben hat. Die jüngsten, welche mir vorgekommen sind, hatten schon die Form, welche seine Figur 24ᵃ angiebt: aus der oberen Circumferenz eines Stranges oder Rohres entsprangen nämlich zahlreiche, an einander gereihte, später sich überlagernde, länglich ovale Follikel, deren äusserster Theil zum Keimfache, der basale Theil hingegen zur Eiröhre wird.

Im **Keimfache** (Fig. 38, *Heptagenia fluminum*) findet man die bekannten Keimzellen (*eo*), welche sich einerseits zu Eiern (*o*), andererseits zu Epithelzellen (*e*) der Eiröhre entwickeln. Meine schon 1876 gezeichnete Figur wäre eigentlich überflüssig, weil *Al. Brandt* (Fig. 20) später eine fast gleiche, und zwar von derselben Art gegeben hat. Sie mag aber hier die Genese der Eier darlegen und zugleich zeigen, dass ich die von *Brandt* (S. 75) als „Wanderzellen“ gedeuteten Elemente nicht auffindig machen konnte.

In den jüngsten Eiern liegt der Kern ziemlich central (Fig. 38, 39, *o*), verbleibt aber, bei der späteren Anhäufung von Dottermasse (Fig. 40, *v*)

im Eie, dessen hinterem Pole ($o_2 - o_4$) relativ näher. Er verändert dabei kaum seine Grösse, wird aber nach der Bildung des Chorions bald weniger deutlich (Fig. 39, o_5), und bei fast reifen Eiern (o_6) gar nicht mehr sichtbar. Das Epithel, welches die jüngsten Eier umgiebt und denselben Ursprung hat, wird von einer einfachen Schicht Zellen gebildet, die, von der Tunica propria umgeben, die Wände der **Eiröhren** bilden. Diese werden beim Wachsen der Eier für jedes ausgedehnt, verbleiben aber zwischen je zweien derselben eng und werden so in Eikammern vertheilt. Wenn endlich das reifste Ei in den Calyx kommt, collabirt die umgebende Wand (o_7) und wird allmälig rückgebildet.

Die Zahl der Eikammern variirt nach Alter und Art. An Nymphen von *Cloeon* und *Baetis* wurden noch 6—7 Eier in den Eiröhren wahrgenommen, obgleich einige schon in den Eikelch eingetreten waren; auch bei der Imago fand ich bisweilen — wie *Lubbock* (1865, S. 478) — noch ein einziges grosses Ei, bisweilen aber blos ein paar ganz kleine Anlagen (Fig. 45, *Baetis Rhodani*). Bei *Heptagenia*-Larven finden sich 5—8—10 Kammern, und ebenso bei *Potamanthus*.

Die Zahl der Eiröhren ist bei allen Ephemeriden eine sehr beträchtliche. Ihre Endfäden erreichen bisweilen fast die Länge der ganzen Röhre und gehen mehr oder weniger vereinigt in das parietale Blatt des Peritoneum über. —

Ich könnte diesen Theil der Geschlechtsorgane nach den gegebenen geringfügigen Bemerkungen verlassen, möchte aber die Gelegenheit benutzen, um einige Notizen über **gewisse Chorionanhänge** hinzuzufügen, welche hier im Endabschnitte der Eiröhre gebildet werden und in sehr verschiedener Weise gedeutet worden sind.

Im unteren Ende der Eiröhre hat dessen Epithel das Chorion um das reife Ei gebildet, und die Epithelzellen liegen demselben noch dicht an. Bei der starken Volumenzunahme des Eies werden genannte Zellen an dessen Aequatorialzone weiter von einander entfernt, als an den beiden Polen; so vertheilt lassen nun die Epithelzellen die fraglichen Gebilde entstehen.

Wenn das Ei in der Eiröhre einer Nymphe reif wird, löst es sich von der Wand der Röhre, zunächst an den Polen, ab und zeigt dann bei *Heptagenia*-Arten eine Menge kleiner Höckerchen auf seiner Oberfläche. Diese entsprechen genau den resp. Epithelzellen und sind demnach zahlreicher an den Polen vorhanden (bei *H. elegans* 10—12—15; vergl. Fig. 40, *a*). Ob dies die transformirten Zellen selbst sind,

oder vielmehr chitinisirte Producte derselben, wie das Chorion, mögen fernere histologische Untersuchungen feststellen. Von den Höckerchen wird bald ein apicaler Theil abgeschnürt, wie es Fig. 40 für *H. elegans* zeigt, und ich dies bei *H. venosa*, *fluminum* u. a. Arten beobachtet habe. Ehe das Ei sich von der Wand gänzlich löst, bemerkt man am conischen Basaltheile der Näpfe einige Querringel (Fig. 41, *a*), welche allmälig deutlicher werden (*b*, *c*). Gleichzeitig wandelt sich der apicale Theil zu einem Doppelhäkchen um, welches in sehr nahem Contact mit der Wand des Eirohres verbleibt. Der Basaltheil lässt ferner aus den Querringelchen bald einen dünnen Spiralfaden entstehen (*c—d*), welcher sehr fest zu sein scheint und wahrscheinlich chitinisirt ist. Wenn das Chorion sich vollständig von der Wand gelöst hat, bleiben noch viele Häkchen daran fest angeklammert, und ihre Spiralfäden werden mithin ausgedehnt (*e—h*). So liegt nun das Ei nur durch diese äusserst dünnen Fäden verankert, bis auch diese sich lösen und das fertige Ei in den Calyx schlüpft. Bei dieser Gelegenheit, und auch noch später, werden viele Häkchen abgerissen; sie greifen nämlich nicht nur in die Kelchwand ein, sondern fassen auch die Fädchen anderer Eier und können bei der Bewegung derselben zerreissen. An Schnitten durch die Eimassen im Leibe, wie auch an isolirten Eiern, werden sie besonders nach Behandlung mit Hämatoxylin scharf sichtbar, weil das Tinctionsmittel oberflächlich daran haftet; Alaunkarmin färbt diese Gebilde ebensowenig, wie sonst Chitingebilde.

Diese Fädchen sind schon früher beobachtet, wenn sie auch anders gedeutet worden sind.

Bei seinen umfassenden Untersuchungen über die Mikropyle bei den Insecten hat *Leuckart* (1855, S. 201—203) auch dreier Ephemeridenarten Erwähnung gethan. Die Eier von zwei Arten *Cænis* (*Oxycypha*) und von *Polymitarcys virgo* (*Paling. horaria*) zeigten eigenthümliche, halbkugelförmige oder mützenartige Aufsätze an einem oder an beiden Polen; diese wollte *Leuckart* keineswegs für Mikropyleapparate halten, wohl aber für beisammenliegende Samenfäden, die dem Mikropyleapparat aufgeklebt waren. Auch bei *Heptagenia* (*Baetis*) *venosa* fand er an den aufgeweichten Eiern, „und zwar an beiden Polen eine Menge lockiger Stränge, die gleichfalls ohne Zweifel als Samenfadenbündel in Anspruch genommen werden dürfen“ (S. 202, Note). *Leuckart* war um so eher geneigt, alle diese Gebilde für Samenfäden zu halten, da es ihm gelang, auch Prof. *Bischoff* „von der Natur dieser Massen vollständig zu überzeugen“, und ferner da er durch directen

Vergleich „die Identität der Bündel dieser Aufsätze mit den Samenbündeln genau constatirt“, — ja an frisch gelegten Eiern solche sogar „durch die Mikropylen hindurchschlüpfend“ beobachten konnte.

Später hat aber *Grenacher* (1868, S. 95—98) in Folge eigener Untersuchungen einer Larve, die „jedenfalls zur Gattung *Ephemera* s. str.“ gehörte, nachgewiesen, dass diese Deutung *Leuckart's* falsch ist: die Aufsätze entstehen nämlich in der Eiröhre schon bei der Larve. Hingegen fand er an seiner Art andere Gebilde — lange spiralige Fädchen an der mittleren Zone des Eies, ein jedes mit einer terminalen Kugel — welche er geneigt war für einen Anheftungsapparat der Eier zu halten.

Durch eigene Untersuchungen der fraglichen Eier kann ich *Grenacher* beipflichten, jedoch mit der Bemerkung, dass seine Larve keine *Ephemera* s. str. (die Eier dieser Gattung tragen nämlich keine Aufsätze), sondern die Larve von *Potamanthus luteus* war. Ich vermuthete dies schon aus *Grenacher's* einleitenden Worten über ihren Aufenthaltsort. — ich selbst fand *Potamanthus* äusserst häufig an dergleichen Stellen bei Heidelberg — und überzeugte mich vollständig durch Untersuchung der Eier aus Nymphen und Imagines beider Gattungen. Die Entwickelung der Fädchen bei den Eiern von *Potamanthus* finde ich derjenigen der Spiralfäden bei *Heptagenia* (inclusive der von *Leuckart* erwähnten *H. venosa*) ganz ähnlich; die Anlagen bilden nur nicht so hohe Höckerchen, sondern flache, breitere Erhebungen. Sie sind also wohl mit denjenigen bei *Heptagenia* homolog. Weil aber diese Gebilde bei letztgenannter Gattung sich polar anhäufen, möchte ich alle zusammen als mit den gestreiften polaren Aufsätzen bei *Polymitarcys*, *Potamanthus* u. a. Gattungen homolog ansehen. Mithin sind alle diese Gebilde einfach Chorionanhänge, die schon im Eirohre entstehen, keineswegs aber Samenfäden; und sie dienen, wie schon *Grenacher* für wahrscheinlich hielt, den Eierchen im Wasser „gewissermaassen als Anker“.

Uebrigens scheint schon *Burmeister* nicht nur die Aufsätze (vergl. *Leuckart*), sondern auch die Fädchen gekannt zu haben; wenigstens könnte er eben diese gemeint haben, als er bei „*Ephemera marginata*“ (vergl. oben S. 28) „die Eierchen durch zarte Fäden von Ei zu Ei verbunden“ fand.

b) Die beiden Abschnitte der Tuben: Calyx und Oviductus.

Nachdem die Eifollikel aus der Genitalanlage hervorgewuchert sind, gehen aus ihrem centralen Theile, sowie aus ihrer hinteren faden-

förmigen Verlängerung die Ausführungsgänge, die beiden Tuben, hervor: jener Abschnitt wird nämlich zum eirohrtragenden Kelche (*Calyx*), dieser zum ausführenden Eileiter (*Oviductus*). In Betreff dieser Entstehungsweise beider Abschnitte kann ich mich jedoch nicht auf eigene Untersuchungen berufen, sondern auf diejenigen von *Al. Brandt* (S. 75).

Wenn auch die Eiröhren sich anfänglich ziemlich allseitig aus der Geschlechtsanlage entfaltet haben, so fängt doch bald die ventrale Seite derselben an, sich zum Eikelch auszubilden, so dass die Follikel jetzt der Calyxanlage rückenständig ansitzen. Denn bei jungen Larven habe ich die sich entwickelnden Eiröhren nur auf der Dorsalseite des Eikelches gefunden.

Die beiden engen, cylindrischen **Calyx**-Röhren erstrecken sich im Hinterleibe der Larve zu beiden Seiten des Darmes längs der Dorsalseite der Tracheenstämme bis zur Grenze zwischen dem 6. und 7. Segmente hin und gehen hier in die Oviducte über. Sobald die ersten Eier in den Eiröhren ihre definitive Grösse erreicht haben, stehen die Röhren dicht gedrängt um die noch engen Calyxgänge; sie divergiren daher, wie *Al. Brandt* (S. 76) es angegeben, nach allen Seiten hin und füllen fast die ganze Bauchhöhle aus.

An diesen noch leeren, engen Ausführungsgängen lässt sich die Structur der Wände am besten erkennen: man findet hier ausser der Peritonealhülle einen Muskelschlauch, aus Längs- und Ringmuskulatur bestehend, ferner die dünne Tunica propria und das Drüsenepithel.

In dem Maasse nun, als die reifen Eier sich aus den Eiröhren in die Eikelche der Nymphe ansammeln, müssen deren Wände ausgedehnt werden. Bei der reifen Nymphe, und noch mehr bei der Subimago und Imago, sind daher die beiden Röhren zu zwei grossen, dünnhäutigen Eiersäcken geworden, welche dem nunmehr leeren und collabirten Darme nur einen geringen Platz einräumen. Sie tragen immer noch an ihrer Dorsalseite die nunmehr unbedeutenden Eiröhren mit unreifen Eianlagen; diese wurden von älteren Autoren übersehen (vergl. S. 28) und daher die vollen Calyces für Ovarien gehalten.

In diesem sackähnlichen Zustande füllen die Eikelche bald fast den ganzen Hinterleib bis zum siebenten Segmente aus. Nach vorne hin erstrecken sie sich jedoch sehr ungleich weit. Fig. 46 zeigt die Ventralansicht einer *Oligoneuria rhenana* (welche mit dem Eierlegen bereits begonnen hat); hier erstrecken sich die Kelche mit

ihren Eiröhren bis gegen das zweite Hinterleibs-Segment, oder auf der Dorsalseite bis zum ersten Ringe hin. Bei den meisten Arten erreichen sie die Basis des ersten Ringes, wie dies bei *Potamanthus* und *Palingenia* (nach Querschnitten constatirt) der Fall ist. Bei einigen *Heptagenia*-Arten reichen sie bis in den Thorax hinein. Am weitesten nach vorne sich erstreckend fand ich die weiblichen Geschlechtsorgane bei den Arten der Gattung *Baetis* (Eat., *Cloe* Pict.), z. B. bei *B. Rhodani* bis zum Anfange des Kopfes.

Gegen das Hinterende des Abdomens geht die äussere Gestaltung der Eiersäcke in die der Oviducte nicht allmälig über, sondern die Wände der letztgenannten sind ein wenig in das siebente Segment hinein blindsackartig erweitert und oberhalb des Oviductes vorgestülpt. Dieses wird durch Fig. 55 (*cal*), *Heptagenia flavipennis*, zum Theil auch durch Fig. 56 und 57 erläutert; der Hinterleib ist hier in der Medianlinie des Rückens geöffnet, die Tergithälften seitlich ausgebreitet und der Darm entfernt; die Figuren zeigen also die Geschlechtsgänge in Dorsalansicht, und von den Eiersäcken ist, besonders in Fig. 55 und 57, der rechte seitwärts gerichtet, wie dies auch in Fig. 45 (*Baetis Rhodani*) zu sehen ist. —

Hiermit sind wir zum zweiten Abschnitte der Tuben, den **Oviducten**, gelangt, welche jetzt näher zu betrachten sind.

Die Wände der Oviducte sind unmittelbare Fortsetzungen derjenigen der noch unausgedehnten Eikelche. Vom Anfang an aber nehmen die Oviducte eine andere Richtung, als diese. Zur Orientirung wird es nöthig sein, zuvörderst einige andere Organe des Hinterleibes in Betracht zu ziehen.

Bei der Larve (vergl. Fig. 43, *Potamanthus*), wie fernerhin auch beim fertigen Insecte, sind an der ventralen (wie auch an der dorsalen) Wand Muskeln zu beiden Seiten der Medianlinie vorhanden, durch deren Contractionen die für die resp. Gattungen charakteristischen Schwimmbewegungen der Larve vollbracht, bei der Imago hingegen die Körperwände zusammengezogen werden (vergleiche den Anhang des vorhergehenden Capitels). Sie erstrecken sich bisweilen (wie bei *Baetis*, Fig. 45, *mvl*, mvl_1) von der Wand der Sternite ein wenig schräg nach hinten zum Grunde der zwischen zwei Segmenten belegenen Integumentalfalte; bei anderen Arten (wie bei *Potamanthus*, Fig. 43) verlaufen sie von der einen Integumentalfalte ziemlich in der Längsrichtung zur nächstfolgenden. Die Ganglienkette liegt in der Mitte (vergl. Fig. 45, u. a.); bei den meisten Arten sind sieben Abdominalganglien vorhan-

den (vergl. hierüber *Vayssière*, S. 120—125), und im siebenten Segmente liegen die beiden hintersten (g_6 und g_7); von den letzten werden die Organe der Apicalsegmente innervirt.

Nachdem die engen Tuben bei der Larve bis in das siebente Segment gelangt sind (vergl. Fig. 43, Larve von *Potamanthus*), und zwar bis nahe an die Mitte der beiden genannten lateralen Längsmuskel (*mvl*), schlagen sich die hier beginnenden, engen Oviducte (*ov*) plötzlich ventralwärts um diesen Muskel und verlaufen dann zwischen ihm und dem Sternitintegumente convergirend gegen die Medianlinie hin, wo sie im Grunde der Falte zwischen dem 7. und 8. Segmente (*Potamanthus*, Fig. 43) bisweilen sehr nahe an einander (*Cœnis*, Fig. 42) in die Hypodermis übergehen.

Bei der Nymphe ist der Unterschied zwischen den beiden Abschnitten der Tuben, dem Eikelch und dem Oviducte, schärfer ausgeprägt, indem jener von Eiern erfüllt und daher ausgedehnt ist, dieser hingegen noch leer, zwischen den Muskeln und dem Integumente flach gedrückt, dem Sternite anliegt. Die Insertionsstelle der beiden Oviducte ist nun breiter geworden, als bei der Larve, und beide nehmen einen bedeutenden Theil der Intersegmentalfalte in Anspruch.

Durch diesen Uebergang ist die Organisation der fertigen Subimago oder Imago vorbereitet. In diesem Stadium sollen nämlich die Eier gelegt werden, und demnach sind die Oviducte noch mehr erweitert (Fig. 55—57); sie liegen in derselben Lage, wie bei der Nymphe, sind aber nun noch breiter oder flacher gedrückt, und ihre Insertionslinien nehmen oft fast die ganze Breite der Integumentalfalte ein. Man vergleiche hierüber die citirten, die Dorsalansicht zeigenden Figuren 55—57, über welche soeben (S. 68) die nöthige Orientirung gegeben wurde.

An lückenlosen Reihen von Querschnitten wird die Lage der Oviducte noch deutlicher festgestellt. Da solches für die fernere Ermittelung des nächstfolgenden (integumentalen) Abschnittes der Geschlechtsorgane von Belang sein wird, erlaube ich mir aus einer Reihe von Querschnitten einzelne zu demonstriren, und zwar von derjenigen Art *Heptagenia venosa*, von welcher Figur 57 eine Dorsalansicht giebt.

Das Abdomen ist hier in Querschnitte zerlegt, die von hinten (№ 69) nach vorne (№ 90) gezählt sind; (leider sind die Schnitte ein wenig schief gefallen, was hier jedoch nicht stört). Vorläufig wollen wir vermittels dieser Querschnittte nur die Lage der Oviducte besprechen.

Im Schnitte № 69 (Fig. 59) ist, auf der linken Seite, der Muskel *mvl* soeben vom Integumente der Intersegmentalfalte zwischen dem 7. und 8. Segmente entsprungen und liegt demselben noch dicht an. In den folgenden Schnitten liegt der Querschnitt des Muskels von demjenigen des Oviductes (*ov*) theilweise umschlossen, bis endlich der Muskel am Oviducte vorüberpassirt (in den Schnitten 85—86) und im Schnitte 90 (Fig. 68) sich wieder dem Integumente nähert. Die rechte Seite der Figuren wird dies bestätigen: der Muskel *mvl* des achten Segmentes ist in den Schnitten 69, 70 (Fig. 59, 60) getroffen; der Anfang desjenigen des siebenten Ringes liegt in den Schnitten 72—75 (Fig. 61, 62), während er in den Schnitten 78—90 (Fig. 64, 68) am Oviducte vorübergelangt.

Hiermit stimmen auch die sogleich (S. 71) noch zu besprechenden Querschnitte von *Palingenia longicauda* überein (die Nummern sind von vorne nach hinten zu zählen). Der Schnitt 211 (Fig. 48) trifft den Muskel *mvl* in der Basis des 7. Segmentes, 222 etwa in der Mitte und 224 gegen das Ende, während 236 auf den Uebergang vom 7. zum 8. Segmente gefallen ist. Lateralwärts von diesem Muskel sehen wir den Querschnitt des Oviductes, welcher (nach stattgefundenem Eierlegen) leer und weit klaffend mit der Intersegmentalfalte communicirt.

An den oben besprochenen Querschnitten von *Heptagenia venosa* (Fig. 59—68) werden in den Schnitten 70—72 (Fig. 60, 61, links) die ersten Fasern des Muskelschlauches vom Oviducte (*mov*) getroffen. Die Schnitte 75—81 (Fig. 62—65), und speciell der stärker vergrösserte Schnitt 76 (Fig. 63), zeigen nicht nur den Muskelschlauch (*mov*), sondern auch die Epithelschicht (*eov*). Letztere fällt dann wieder z. Th. ausserhalb der Schnitte 83—84 (—86; Fig. 66—67); und im Schnitte 90 (Fig. 68) wird vom Oviducte nur noch dessen Uebergang zum Calyx getroffen. In keinem Schnitte vor dem 90. sind nämlich die Oviducte mit den Eikelchen zusammen getroffen, denn vom Kelche wurde nur dessen hinterster Blindsack (vergl. oben S. 68) getroffen. Erst im Schnitte 90 (Fig. 68) beginnt die Oviductenwand in die des Kelches überzugehen.

Wie schon gesagt, geht die Epithelschicht der Oviducte unmittelbar in die Hypodermis der Intersegmentalfalte über. Bei der Larve und Nymphe bekleidete die äussere Chitinhaut diese Falte gänzlich. Nach der Abstreifung der Nymphenhaut hingegen wird die Insertionslinie der Oviductenwände nicht mehr continuirlich von der Chitincuticula bedeckt (Fig. 48—51, 60—65). Die beiden Oviducte werden also beim

geflügelten Insecte durch zwei schlitzenförmige Oeffnungen mit der Intersegmentalfalte (VII—VIII) communiciren.

Wie die Oviducte und deren Entfaltung für einige als Beispiel erwähnte und abgebildete Arten beschrieben wurden, habe ich sie auch bei den übrigen Arten meines Materiales gefunden. Sie ähneln mithin dem vorhergehenden Abschnitte der beiden Tuben in Betreff der Structur der Wände; sie unterscheiden sich aber von den Calyces durch den Mangel an Eiröhren, durch ihre gegen die Ventralseite convergirende Richtung und ihre Insertion am Integumente, sowie endlich dadurch, dass sie bis zum Eierlegen leer und flach gedrückt verbleiben.

c) Der integumentale Abschnitt.

Weil die beiden Oviducte bei der Larve einfach in die Integumentalfalte zwischen dem 7. und 8. Segmente übergehen, und sich beim geflügelten Insecte zu beiden Seiten der Mittellinie in diese Falte öffnen, so wird die Anlage und die erste Entwickelung des integumentalen Abschnittes des weiblichen Geschlechts-Organsystemes bei dieser Insectengruppe nur diejenige einer gewöhnlichen Intersegmentalfalte des Körperintegumentes sein.

Es giebt Ephemeriden, bei denen es beim fertigen Insecte zu keinen weiteren Differenzirungen kommt: die genannte Falte bildet hier allein den ganzen integumentalen Abschnitt, welche die beiden, bisher selbstständigen, Oviducte äusserlich verbindet, indem sie ihre Mündungen verdeckt. So organisirt sind *Baetis Rhodani* (Fig. 45) und *binoculatus, Oligoneuria rhenana* (Fig. 46), *Polymitarcys virgo* (Fig. 52), *Palingenia longicauda* (Fig. 47—51), *Potamanthus*, *Ephemera, Leptophlebia* (?) und *Ephemerella* (?). Bei diesen Arten zeigt die Intersegmentalfalte, welche die Oviducte empfängt, sonst keinen erheblichen Unterschied von den übrigen Falten. Höchstens ist (bei *Polymitarcys, Palingenia* und *Ephemera)* das siebente, oder dazu noch das achte, Segment äusserlich ein wenig länger und stärker, als die anderen; und inwendig ist bei einigen Arten die Falte zwischen beiden ein wenig tiefer, als die zwischen den anderen Segmenten.

In Betreff des Baues der Wände eben an den Oviductenmündungen, und speciell bezüglich der Bildung der für das Integument charakteristischen Chitincuticula, habe ich unter den aufgezählten Arten speciell *Palingenia longicauda* an Querschnitten untersucht. Aus einer lückenlosen Reihe (im Ganzen 288 Schnitte, von vorne nach hinten gezählt) zeigt der Schnitt № 211 (Fig. 48, *ov*) noch die quergeschnittenen

Calyces; der Schnitt 222 (Fig. 49) fällt nahe vor der Oviductenmündung, 224 (Fig. 50) durch den innersten und 236 (Fig. 51) durch den äussersten Theil der Intersegmentalfalte. Das Epithel der Oviducte geht in diesen Schnitten fast unmerklich in die Hypodermis über. Die Muskelschicht (zuletzt nur Längsfasern) erstreckt sich bis auf die innere Seite der Faltenwand, bis sie hier allmälig inserirt; in der Mittellinie, wo beide Oviductenmündungen einander am nächsten kommen, verlaufen die Muskelfasern bogenförmig von einem Schlauche auf den anderen über, wie dies auch für die Larve von *Cœnis* (Fig. 42) und die Imago von *Potamanthus* (Fig. 44) abgebildet wurde. Die Chitincuticula endlich lässt sich nur mit Schwierigkeit gegen die Oviductenmündungen hin begrenzen, weil sie ebendaselbst als äusserst dünnes Häutchen aufhört. In der Falte ist sie jedoch vorhanden, und zwar schon in der Mitte zwischen den beiden Mündungen. Im Schnitte 224 ist sie daselbst noch sehr dünn und glatt, in 230 ein wenig dicker; in 233 trägt sie bereits in der Mitte äusserst kleine Härchen, die im Schnitte 236 auf der oberen Seite der Falte überall ebenso deutlich sind, wie sie sonst am äusseren Integumente überhaupt sich vorfinden. Zwischen den beiden Mündungen der Oviducte zeigt also der Faltengrund eine deutlich integumentale Beschaffenheit.

Wenn die zunehmende Masse von Eiern bei der Nymphe, und fernerhin beim geflügelten Insecte, die Eikelche auszufüllen und mithin auf die Körperwände zu drücken anfängt, beeinflusst dies auch die Intersegmentalfalten derart, dass sie ein wenig ausgedehnt werden. Bei Arten, welche ihre Eier entweder ganz allmälig (z. B. *Baetis*), oder wenigstens als eine leicht abzugebende, schlüpfrige Masse legen (wie *Palingenia*, nach *Cornelius*; *Oligoneuria*, Fig. 46), wird dies am wenigsten der Fall sein. Bei Arten hingegen, die alle Eier auf einmal in zwei ziemlich compacten Massen, und zwar unter krampfhaften Contractionen, heraustreiben (wie *Polymitarcys virgo*, Fig. 52—54), liegt die Sache anders: hier drücken die Eipackete gewaltsam gegen die Oviductenmündungen; sie dehnen also die Intersegmentalfalte aus, und in dem stramm gespannten Faltengrunde werden dann die beiden seitlich belegenen Mündungen sogar von aussen sichtbar (Fig. 52, *o*). Ich verweise hier auf die trefflichen Beobachtungen von *Réaumur* und *Burmeister*, die schon oben (S. 31 und 33) referirt wurden, und zu denen ich unten noch einige Bemerkungen hinzufügen werde.

Die gegebenen Thatsachen scheinen mir zur Genüge zu beweisen, dass bei den nun besprochenen Ephemeridenarten die beiden Tuben

selbstständig, d. h. ohne Vermittelung eines unpaarigen Abschnittes, Vagina, nach aussen münden.

Wenn man indessen auf jeden Fall etwas als Vagina, oder wenigstens als einen unpaarigen Abschnitt des Geschlechtsapparates deuten will, so wäre dies die Intersegmentalfalte selbst, worin die Oviducte ausmünden. *Cornelius* (vergleiche oben S. 33) hat schon im Jahre 1848 nach Beobachtung des Eierlegens bei *Palingenia longicauda* erwähnt, dass „vielleicht jene Spalte selbst [zwischen dem 7. und 8. Segmente] als Vagina zu betrachten" sei. In der That lässt sich bei typomorphischer (vergl. oben S. 10) Voraussetzung einer gemeinschaftlichen Vagina kein anderer Theil dafür in Anspruch nehmen. Morphologisch indessen kann eine gleichmässig rings um den Hinterleib sich erstreckende Falte des Integumentes nicht mit einer Vagina identificirt werden: sie ist einfach eine Intersegmentalfalte, nämlich diejenige, die sich als integumentaler Abschnitt den inneren Geschlechtsorganen anschliesst. Morphogenetisch genommen ist hier eine eigentliche Vagina noch nicht differenzirt: sie fehlt noch.

Es fehlt aber jenen Arten noch mehr: keine accessorischen Drüsen, keine äusseren Anhänge für die Paarung und das Eierlegen sind vorhanden. In Bezug hierauf will ich jedoch auf die Reservation hindeuten, welche ich unten (S. 75) noch geben werde.

Weil in der Mehrzahl unserer Arten die Geschlechtsorgane in der beschriebenen Weise gestaltet sind, können wir diese Organisation als Regel für die Ephemeriden auffassen und wollen nun die **Ausnahmen** von dieser Regel besprechen.

Bei verschiedenen Arten der Gattung *Heptagenia* treten zum erwähnten einfachen Baue des integumentalen Abschnittes noch Complicationen hinzu. Sowohl die äussere Oberfläche als die innere Seite der Genital-Intersegmentalfalte kann nämlich Differenzirungen hervortreten lassen; und diese lassen sich genetisch an Schwankungen anknüpfen, welche für die anderen Arten schon oben (S. 71) angegeben wurden, nämlich bezüglich der Länge der betheiligten Segmente und der Tiefe ihrer Zwischenfalte.

Die *äusserlich* sichtbare Differenzirung besteht darin, dass sich eine sogenannte Ovivalvula bildet.

Bei einigen Arten der Gattung *Heptagenia* wird der ganze Hinterrand des prägenitalen, siebenten, Sternites lamellenartig verlängert, und verdeckt dann zum Theil das postgenitale, achte, Sternit. Gerade

ebenso verhält sich öfter auch das neunte dem zehnten gegenüber und liefert dann als „processus ventralis penultimi segmentorum" gute Speciescharaktere. (Diese beiden Gebilde hatte *Burmeister* verwechselt; vergl. oben S. 32). Was nun die erstgenannte Ausbreitung, die als Ovivalvula bezeichnet wird, betrifft, so wollen wir zunächst eine undifferenzirte Form derselben betrachten.

Bei *Heptagenia venosa* wird in dieser Weise der ganze Hinterrand des siebenten Sternites verlängert (vergl. Fig. 57); ebenso bei der Art, welche ich nach *Pictet* als *H. fluminum* bestimmt habe (Fig. 56). In Folge dessen wird die ventrale Hälfte der Genital-Intersegmentalfalte tiefer als ihre dorsale Hälfte und als die übrigen Falten. Demnach können sich die abzulegenden Eier, ehe sie in's Wasser gelangen, hier zeitweilig ansammeln, etwa zwecks der Befruchtung. In descriptiven Arbeiten wird die lamellare Ausbreitung des Sternites bei jenen Arten nicht speciell erörtert, wie sie auch weniger auffällig ist. Ich möchte aber doch auf sie Gewicht legen, weil sie morphologisch eine undifferenzirte Ovivalvula darstellt.

Sollten auch solche undifferenzirte Sternitverlängerungen bei mehreren Ephemeriden-Gattungen aufgesucht werden können, so kommt doch die als Ovivalvula bezeichnete höhere Differenzirung derselben nach *Eaton* (S. 52) nur bei der Gattung *Heptagenia* vor. Er beschreibt ihre äussere Form bei *H. cupulata* Eat. („acuta", S. 139), *flavipennis* Duf. („integra", S. 144) und *elegans* Curt. („obtusa", S. 146). Bei diesen dringt nämlich die lamellare Ausbreitung des Hinterrandes vom siebenten Segmente vor allem in der Mitte stark nach hinten und tritt etwas bauchig hervor: die Ovivalvula verdeckt dann die Mitte des postgenitalen Sternites und verschliesst klappenartig die ventrale Segmentalfalte.

Aus eigener Anschauung kenne ich diese Anordnung bei der Imago von *Hept. elegans* und gebe von ihr in Fig. 58 eine Ventralansicht, wo die eiertragenden Oviducte, sich eben in die Falte entleerend, abgebildet sind. Ein fast gleiches Gebilde zeigt die Art, welche ich für *H. insignis* halte; (ihre Pünktchen auf den Bauchringen sind etwas mehr linienförmig ausgezogen, als *Eaton's* Fig. VI, 26 *b* es zeigt). Von *Hept. flavipennis* endlich ist mir nur die Subimago zur Untersuchung vorgekommen; in diesem Stadium aber ist ihre Ovivalvula noch sehr wenig merkbar, wie ich sie auch bei der Subimago von *H. elegans* nur unbedeutend gefunden habe, etwa wie die vorher erwähnten undifferenzirten Formen bei anderen Arten.

Die functionelle Bedeutung der Ovivalvula scheint unzweideutig. Noch mehr als die Intersegmentalfalte von *H. venosa* kann die von *H. elegans* als vorläufiger Eibehälter dienen. Ich habe beobachtet, wie die Ovivalvula, nach vollständiger Ausfüllung des eingeschlossenen Raumes, sich fast rechtwinklig abwärts richtend diesen Raum öffnete, um die angehäuften Eier hinauszulassen und sich dann wieder zu schliessen. Die Ovivalvula trägt also wesentlich dazu bei, den Raum der Intersegmentalfalte zu vergrössern und demnach dem integumentalen, die beiden Oviducte vermittelnden Abschnitte des Geschlechtsapparates eine erheblichere functionelle Bedeutung zu geben.

Die durch eine deutlichere Ovivalvula begrenzte Falte ist also morphologisch wie physiologisch keine gewöhnliche Intersegmentalfalte mehr; aber sie ist auch keine Vagina: wir wollen sie als eine Uebergangsform zwischen beiden auffassen.

Dieser äusserlichen Differenzirung des integumentalen Abschnittes schliesst sich eine solche auch der *inneren* Faltenwände an. Allerdings haben ältere Autoren, wie *Burmeister* und *v. Siebold* (vergl. oben S. 29), hervorgehoben, dass die Ephemeriden keine accessorischen Anhänge der Geschlechtsorgane, wie *bursa copulatrix* oder *receptaculum seminis*, besitzen, und mir waren solche Gebilde bis vor kurzem ebenfalls nicht vorgekommen. Hier aber kann ich auf einige bisher nicht beachtete Gebilde aufmerksam machen, welche offenbar integumentale Anhänge sind.

In der That verhält sich das Weibchen — abgesehen von den Contractionen der Oviducte und der integumentalen Muskulatur — passiv, und für dessen Verrichtungen genügt schon die oben beschriebene Organisation. Nachdem ich aber aus nachfolgender Untersuchung erfahren habe, wie unbedeutend die ersten Spuren einer Differenzirung der nun fraglichen Theile sind, kann ich der Annahme des soeben besprochenen vollständigen Mangels accessorischer Drüsen bei allen daselbst erwähnten Arten nur mit aller Reserve beipflichten. Zur Beurtheilung dieser Organe genügt nämlich die einfache Dissection nicht, bisweilen sogar nicht Horizontalschnitte, sondern lückenlose Reihen von Querschnitten sind zu untersuchen.

Ich werde die bezügliche Organisation der *Heptagenia* zunächst durch eine Abbildung (Fig. 57) in Dorsalansicht darstellen. Diese Figur wurde schon oben (S. 69) erläutert mit Bezug auf die Insertion der Oviducte seitlich an der Intersegmentalfalte, während ich hier deren integumentale Fortsetzung besprechen will. Es ziehen nämlich

daselbst zwei Gebilde die Aufmerksamkeit auf sich, das eine (*v*) in der Mitte, das andere (*b*) an den beiden Oviductenmündungen. Jenes macht den Eindruck zweier länglicher, nach hinten zusammenhängender Wülste, die man bei der Dorsalansicht als directe Fortsetzungen der beiden medianen Oviductenränder anzusehen geneigt wäre, obgleich sie mit diesen wenig zu thun haben. Das andere Gebilde stellt zwei länglich abgerundete Körper (*b*) dar, die nach hinten und innen durch eine schärfere Linie (*bo*) begrenzt zu sein scheinen. Diese beiden Gebilde, wie auch die übrigen Theile der Integumentalfalte, wollen wir jetzt näher studiren.

Die apicale Hälfte des Hinterleibes einer *Heptagenia venosa* wurde in 154 Querschnitte zerlegt, deren Reihe von hinten nach vorne zu zählen ist. Aus dieser Reihe habe ich einzelne (№ 69, 70, 72, 75, 76, 78, 81, 83, 85, 90) ausgewählt und in Fig. 59—68 die uns beschäftigende ventrale Seite abgebildet. Auch diese Figuren wurden schon oben (S. 69) bezüglich der Insertion der Oviductenwände in Anspruch genommen. Alle Schnitte sind ein wenig schief gefallen (vergl. die Linien Fig. 57), wesshalb ich hier nur ihre l i n k e Seite besprechen werde.

Der Schnitt 69 zeigt uns die Hypodermis und die Chitinhaut der Intersegmentalfalte in deren ganzer Breite. Nicht ganz so weit seitlich erstreckt sie sich in den Schnitten 70, 72, 75, und aus dem stärker vergrösserten Schnitte 76 sieht man deutlicher, dass der Oviduct (*ov*) auf der unteren Seite der Falte ausmündet. Alle diese Theile der Intersegmentalfalte sind bis an die Oviductenmündungen von einer scharf begrenzten Chitinhaut bekleidet, und in den folgenden Schnitten ist diese ebenfalls bis zum Grunde der Falte sichtbar. Die Oviductenmündungen sind also auch hier ganz deutlich durch die integumental gebaute Haut von einander getrennt.

Die *obere Wand* der Intersegmentalfalte ist in dieser Weise bis ein wenig vor der Mittellinie gestaltet. Im Schnitte 69 ist sie allerdings überall gleichartig, aber schon in 70 tritt in der Mitte ein Wulst (*v*) hervor, welcher in den Schnitten 71—72 breiter wird und in 73—76 die Breite des darüber liegenden siebenten Ganglions erreicht. Auf dieser Strecke hat sich diese Hypodermiswucherung von der Ventralseite des Segmentes seitlich etwas abgeschnürt und zeigt nunmehr (76) in der Mitte ein Lumen, das nach oben mit der Leibeshöhle durch eine an Breite zunehmende Oeffnung communicirt. Das Ganze stellt sich als zwei, beiderseits um eine mittlere H y p o d e r m i s w u c h e r u n g belegene Hypodermisfalten dar, die von der oberen Wand der Interseg-

mentalfalte gebildet werden. Sie erstrecken sich nach vorne noch durch einige Schnitte weiter, immer stärker abgeflacht und weiter von einander entfernt, bis sie verschwinden. Dieses Organ ist der in Fig. 57 mit *v* bezeichnete Doppelwulst. Die Schnittfläche (Fig. 63) zeigt eine feine Streifung rechtwinklig gegen die Oberfläche, und die Zellen werden hier stärker tingirt. Die Chitincuticula ist äusserst dünn, wird aber in den seitlichen Falten etwas stärker und geht dann in die Chitinhaut der Intersegmentalfalte (*pls*) über.

Ich habe dergleichen Gebilde auch bei einigen anderen *Heptagenia*-Arten gefunden, und zwar vor allem bei denjenigen, die eine Ovivalvula besitzen. Das der Subimago von *H. flavipennis* ist in Fig. 55, *v*, abgebildet; bei *H. fluminum* kommt dasselbe auch vor (Fig. 56, *v*); *H. insignis* ähnelt fast *H. venosa* (Fig. 57), und bei *H. elegans* (Fig. 58) bildet das Organ einen hufeisenförmigen, hinter dem Ganglion liegenden, abgerundeten Wulst. Von allen diesen Arten habe ich indessen das Organ noch nicht an Querschnitten untersucht.

Die physiologische Bedeutung dieser Hautwucherung gerade zwischen den beiden Geschlechtsmündungen erscheint schwer zu enträthseln; ich werde darauf noch im Anhange zurückkommen.

In Fig. 57 sind noch zwei Körper (*b*) zu finden, die gerade in den Mündungen der Oviducte zu liegen scheinen; mit diesen haben sie jedoch morphologisch nichts zu thun. Die Querschnitte 73—78 und speciell 76 zeigen nämlich, dass ihre Wände von sehr verdickter Hypodermis (*bh*) und auffallend dicker Chitincuticula (*bc*—*bl*) gebildet sind; beide stülpen sich von der *unteren Wand* der Genitalfalte in die Duplicatur hinein, welche den Hinterrand des 7. Sternites bildet. Die beiden taschenförmigen Gebilde sind mithin Differenzirungen des Integumentes, und zwar der unteren Wand der Intersegmentalfalte. Ihre Wände sind im Querschnitte ebenso gestreift, wie die der medianen Hautwucherung, und die Zellen werden hier ebenfalls von Karmin stark tingirt.

Beide diese Taschen sind in Folge ihrer Lage flachgedrückt, und ihre zugeschlossenen Mündungen erscheinen daher in Fig. 57 als zwei scharf contourirte, transversale oder nach vorne etwas convergirende Linien (*bo*), die auf beiden Seiten des Ganglions liegen. In der Tasche selbst bleibt kein offenes Lumen, weil die beiden Hälften der Chitinhaut dicht an einander (*bl*) gedrückt sind.

Bei einigen anderen Arten der Gattung *Heptagenia* habe ich dergleichen taschenförmige Gebilde ebenfalls beobachtet; indessen wurden

diese noch nicht an Querschnitten eingehender studirt, und ich kann also hier nur weniger bestimmte Angaben vorlegen. *Hept. insignis* scheint mit *H. venosa* ziemlich übereinzustimmen; *H. elegans* (Fig. 58, *b*) besitzt dergleichen Taschen, aber ihre Mündungen liegen nicht in transversaler, sondern in fast longitudinaler Richtung, schwach gegen vorne convergirend. Bei *H. fluminum* (Fig. 56, *b*) ist dieses Gebilde sehr undeutlich. Die Subimago überhaupt, und noch mehr die Nymphe, zeigen es wenig entfaltet; so habe ich z. B. bei der Subimago von *H. flavipennis* (Fig. 55) keine Taschen gefunden, obgleich ich vermuthe, dass sie bei der Imago entfaltet sind.

Ueber die Bedeutung dieser Organe wage ich im Anhange eine Vermuthung auszusprechen. —

Wenn wir in Bezug auf die zuerst (S. 71) behandelten Ephemeriden-Weibchen zu dem Resultate gelangt sind, dass kein unpaariger Geschlechtsabschnitt als Vagina bezeichnet werden kann, indem das Organsystem vielmehr vom Anfang bis Ende paarig ist, so lässt sich dies nicht so entschieden für die nun besprochenen *Heptagenia*-Arten behaupten. Die ventrale Hälfte der Genital-Intersegmentalfalte ist nämlich bei diesen Arten in der Weise differenzirt, dass sie von der dorsalen und ebenso von allen anderen Intersegmentalfalten deutlich abweicht. Sie ist tiefer, wenn auch breit; sie besitzt öfters eigenartige Organe für die Paarung; kurz, sie stellt functionell gewissermaassen eine Vagina mit ihren Anhängen dar. Morphologisch lässt sie sich indessen kaum als Vagina bezeichnen; denn sie ist in der That nur eine etwas differenzirte Intersegmentalfalte, am deutlichsten im Stadium der Subimago. Laut dieser Deutung sind die weiblichen Geschlechtsorgane auch bei *Heptagenia*, und also bei den Ephemeriden überhaupt, paarig vorhanden, wenigstens insoweit ich sie bisher zu untersuchen Gelegenheit gehabt habe.

Anhang.

d) Bemerkungen über die Paarung und das Eierlegen.

Die Paarung bei den Ephemeriden ist nur von wenigen Autoren, am genauesten von *Cornelius* (S. 32), beobachtet. Wegen der Geschwin-

digkeit, womit sie vollzogen wird, konnte jedoch nur das äussere Benehmen der Thiere dabei beobachtet werden. Bezüglich der Verrichtungen der inneren Organe möchte ich wagen eine Vermuthung zu äussern, welche die Bedeutung der oben erwähnten Gebilde bei *Heptagenia* vielleicht aufklären kann.

Vor allem möchte ich auf die Dimensionen der integumentalen Abschnitte aufmerksam machen. Bei der Paarung wird der Forceps mit seiner Lamelle abwärts gebogen und als Haltezange benutzt; hierbei wird die Lamelle dem Eindringen des Copulationsgliedes eine gewisse Grenze setzen. Beim Weibchen wird der hintere Rand des siebenten Segmentes dies in ähnlicher Weise bestimmen. Die Dimensionen beider dieser Körpertheile können wir für *Heptagenia venosa* aus den Figuren 5 und 57 direct vergleichen, weil beide Figuren in derselben Vergrösserung gezeichnet sind. Die Länge des hinter der Forcepslamelle sichtbaren Apicaltheiles des Copulationsgliedes in Fig. 5 ergiebt sich dann als genau mit der Tiefe der Genitalfalte des Weibchens bis zu den Taschen hin übereinstimmend. Ferner passt die Breite des Apex penis, und speciell die beiden fast transversal gestellten, schlitzenförmigen Ostia genitalia des Männchens (Fig. 5, *o*), genau gegen die beiden ebenfalls schlitzenförmigen Mündungen (*bo*) der beiden taschenartigen Gebilde des Weibchens. Hieraus möchte ich schliessen, dass diese Mündungen sich bei der Paarung gegenseitig anlegen, und dass der Samen unmittelbar in die beiden Taschen gelangt. Bei meinen geschnittenen Exemplaren waren allerdings keine Spermatozoen in den Taschen zu finden; es konnte dies aber nicht anders sein, da die Individuen in Gefangenschaft ausgeschlüpft waren (wegen der sichreren Bestimmung der zusammengehörigen Nymphen und geflügelten Insecten) und also unbefruchtet waren. Wegen Mangel an Zeit habe ich keine Schnittreihen gerade in Bezug hierauf machen können, und kann also für meine Deutung keine positiven Beweise vorlegen.

Demnach wären die Taschen der Weibchen etwa Begattungstaschen, *bursæ copulatrices*, oder *receptacula seminis*, wenn man nicht am ehesten sie für undifferenzirte Taschen halten will, welche die Functionen beider zugleich besorgen. In diesem Falle hätten wir bei den Ephemeriden eine sehr wenig differenzirte Form jener Organe gefunden, welche dem Standpunkte der übrigen Theile ihres Geschlechtsapparates entspricht.

Bei dieser Gelegenheit scheint es nicht ungemessen, noch eine Vermuthung in Betreff der Paarung auszusprechen. Die Imago des

Männchens besitzt eine für jede Art charakteristische Bewaffnung von Stacheln (*st*), Ecken, Leisten und dergleichen Gebilde. Ebensowohl wie die Dimensionen und die Form des Copulationsgliedes den inneren Organen des Weibchens entsprechen, ist es anzunehmen, dass diese Bewaffnung auch mit correspondirenden Stellen des anderen Geschlechtes in Connex steht. Vor allem möchte ich hier auf die Stacheln des Penis bei *Heptagenia venosa* (Fig. 5, *st*) aufmerksam machen. Wenn die Geschlechter in der Weise sich paaren, wie oben als wahrscheinlich angegeben wurde, werden diese Stacheln in Contact mit der medianen Hautwucherung gebracht, durch deren dünne Chitinhaut sie einen mechanischen Reiz ausüben können, welche für die Geschlechtsverrichtung des sonst passiv sich verhaltenden Weibchens nicht ohne Belang sein möchte. —

Von diesen Vermuthungen will ich zu einigen Beobachtungen über das Eierlegen übergehen, und zwar bezüglich der wunderbaren Angabe von *Burmeister* u. A. (vergl. oben S. 34), dass die Ephemeriden ihre Eier durch Dehiscenz des Hinterleibes gebären sollten.

Ich habe selbst Gelegenheit gehabt, den Vorgang in der Natur zu beobachten und kann die Beschreibungen (siehe oben S. 31, 33, 34) von *Réaumur, De Geer* und *Burmeister* (doch nicht seine Schlussbehauptung) fast vollständig bestätigen. Es ist sogar merkwürdig, dass man diese Angaben über zwei von aussen sichtbare Mündungen (Fig. 52, *o*) nicht früher beachtet hat und darin Anlass gefunden, eine Untersuchung über die Geschlechtsorgane in Bezug auf etwaige Paarigkeit zu veranstalten. Nachdem die beiden 7—8 Mill. langen und etwa 1 Mill. dicken Eierpackete aus den Oviductenmündungen zum Vorschein gekommen sind (vergl. meine Fig. 52), contrahiren sich die Längsmuskeln der Hinterleibssegmente ziemlich plötzlich; das Körperintegument wird dadurch gewissermaassen über die festen Eierpackete hin gegen die Basis gezogen und der ganze Hinterleib in Folge dessen bedeutend verkürzt. In dieser Weise werden die beiden Eierpackete zu gleicher Zeit, gerade nach hinten oder etwas seitlich divergirend, abgegeben (Fig. 53, *os*, *od*). Sie zwingen dadurch die drei postgenitalen Segmente eine Richtung nach oben, bisweilen sogar in rechtem Winkel, zu nehmen. Wenn endlich die beiden Packete abgefallen sind, und ehe noch die apicalen Segmente ihre horizontale Lage wieder eingenommen haben, dringt sehr oft aus der einen oder aus beiden Oviductenmündungen eine dünnhäutige Blase, welche Luft enthält, hervor. In Fig. 54 ist ein Exemplar abgebildet, wo rechterseits (*ov*) eine

volle Blase, linkerseits (*ovs*) nur eine geringe Andeutung einer solchen sich findet.

Einen hiermit vollständig übereinstimmenden Vorgang habe ich Gelegenheit gehabt auch bei *Cænis dimidiata* Steph. zu constatiren; bekanntlich bildet *Pictet* die *Cænis oophora* Koll. ebenfalls mit einer solchen Blase ab.

Nachdem ich im Anhange des vorigen Capitels schon die Bedeutung der im Mitteldarm eingeschlossenen Luftmasse erläutert habe, dürfte es klar sein, dass diese beim Abgeben der beiden Eierpackete eine Rolle spielt, weil sie die ganze Muskulatur des Hinterleibes mitwirken lässt. Sobald nun die Packete abfallen, können die ausgedehnten Oviductenmündungen sich nicht sogleich vollständig schliessen; sollte dann die Hautmuskulatur immer noch kräftig auf die Luftmasse drücken, so treibt sie die dünne Darmwand gegen die beiden Oeffnungen hin, wo kein Widerstand mehr geleistet wird. Die Darmwand treibt die Tuben umgestülpt heraus; die beiden Blasen bestehen demnach aus zwei Häutchen. Ich habe solche Stücke an lückenlosen Schnittreihen in horizontaler, sagittaler und transversaler Richtung untersucht und zwar solche, die sich in verschiedenen Stadien der Blasenbildung befanden, und ich konnte die Elemente der Tubenwände als äussere Blasenwand ganz deutlich von der zur äussersten Dünnheit ausgedehnten Darmwand im Innern der Blase unterscheiden. Aber beide setzten sich continuirlich fort ohne eine Dehiscenz zu zeigen, wenn eine solche nicht schon beim Einfangen veranlasst wurde.

Es dürfte demnach das „Platzen des Hinterleibes" beim Eierlegen endgültig widerlegt sein.

---

5. Morphologische Ergebnisse und Schlüsse.

Die eingehende Untersuchung der zum Ausgangspunkte gewählten Insectengruppe, der der Ephemeriden, hat uns einige Thatsachen ergeben, welche beim Vergleiche dieser Gruppe mit anderen besonders auffällig erscheinen. Sieht man von den Ausnahmen ab, die wir späterhin verwerthen wollen, so hat sich für die Ephemeriden Folgendes als Regel erwiesen:

1) Bei beiden Geschlechtern sind die Ausführungsgänge die ganze Strecke hindurch unabhängig von einander und also paarig. Ihre Endabschnitte werden nur durch das Integument selbst unter sich verbunden: beim Männchen (Fig. 75, 76) indem sie zwei, z. Th. verwachsene Ausstülpungen, die beiden Penes, durchbohren; beim Weibchen (Fig. 90—93) vermittels einer transversalen Hauteinstülpung, der Genital-Intersegmentalfalte.

2) Der ganze Apparat besteht also aus zwei heterogenen Componenten: inneren Theilen, die aus der Genitalanlage sich entfalten und blos zelliger Natur sind, und äusseren, Hauttheilen, für welche die abgeschiedene und während des Wachsthums öfters abzustreifende Chitincuticula charakteristisch ist. Diese beiden Materiale des Organsystemes sind an den schematischen Figuren der Taf. V in zwei verschiedenen Farben, die inneren Theile grau und die integumentalen braun, wiedergegeben.

Bekanntlich stammen diese beiden Componenten aus zwei verschiedenen Quellen her: die inneren Theile sind Differenzirungsproducte des embryonalen Epithels der Leibeshöhle (vergl. *Balfour*, I, S. 395; *Hertwig*, S. 88—94; *Schneider* lässt sie aus einer Faser der Herzmuskulatur entstehen!), die äusseren, wie das Integument überhaupt, stammen direct aus dem Epiblast des Embryos ab.

3) In den Endabschnitten der paarigen Ausführungsgänge (ductus ejac. und oviductus) ist uns keine Chitincuticula vorgekommen.

4) Die männlichen Gänge münden hinter dem neunten, die weiblichen hinter dem siebenten Hinterleibsringe aus.

5) In den ausführenden Röhren ist das Princip der Arbeitstheilung nur mangelhaft durchgeführt. Demnach weichen die resp. Abschnitte der Gänge von einander auch in morphologischer Beziehung sehr wenig ab, und auch Differenzirungen wie eigene Anhangsgebilde sind in der Regel nicht vorhanden.

Diese Punkte wollen wir hier etwas eingehender discutiren.

In Bezug auf den ersten dieser Punkte, die Paarigkeit der beiden Gänge, weichen die Ephemeriden von allen anderen Insectengruppen ab (vergl. oben S. 18—20). Schon frühere Autoren haben darüber manches beobachtet. Den letzten, der dies gethan, *M. Joly*, habe ich in meiner vorläufigen Mittheilung (S. 170) auch erwähnt; indessen habe ich durch ein sonderbares Versehen unterlassen, seiner kurzen Mittheilung über diesen Punkt, speciell in Bezug auf *Paling. longicauda* und *Heptagenia elegans* (*Baetis sulphurea*) in meinem zweiten Capitel Erwähnung zu thun, wesshalb ich auf seine Angabe hier hinweisen will. Indessen hat weder dieser Autor noch die anderen die beobachtete Thatsache morphologisch verwerthet.

Im zweiten Punkte stimmen die Ephemeriden allerdings mit anderen Insecten überein. Die Combination desselben mit dem ersten erweist, dass die Paarigkeit tiefer begründet ist, als man zunächst glauben möchte. Sie beruht nämlich auf Organisationsverhältnissen, die schon im Larvenleben (Fig. 74), ja sogar im Embryo (hypothetisches Schema Fig. 73) angelegt werden. Die embryonale Entwickelung der Insecten ist jedoch gegenwärtig noch an zu wenigen Arten, zumal an keinen Ephemeriden, untersucht, wesshalb diese allein noch keine sicheren Schlüsse erlauben werden.

Wenn man hingegen die anatomischen Befunde mit denen bei niederen Gliederthieren (siehe oben S. 20—22) vergleicht, so gewahrt man eine gewisse Uebereinstimmung, wenigstens bezüglich der paarigen Mündungen (Fig. 70—72): bei den Decapoden z. B. (Fig. 72) sind die Gänge paarig und münden an der Basis zweier Extremitäten; und Gliedmaassen dienen auch als Copulationsorgane. Inwieweit man ex analogia in den beiden Penes der Ephemeriden zwei umgestaltete Gliedmaassen zu sehen hat, kann erst durch eingehende Untersuchungen dieser Frage entschieden werden.

Bei den Würmern (S. 21) stellen die sogenannten Segmentalorgane die Ausführungsgänge der Geschlechtsorgane her; sei es, dass

sie, wie bei *Lumbricus* (nach *d'Udekem*), den Testes nahe anliegen (Fig. 71), oder wie bei *Nais* und marinen Chætopoden davon ein wenig entfernt liegen (Fig. 70). Und diese Segmental-Genitalröhren entwickeln sich (*Hertwig*, S. 89) aus dem Epithel des Coeloms (Fig. 69). Zwischen dieser Entwickelung der Geschlechtsdrüse und ihres Ausführungsganges aus räumlich getrennten Theilen desselben Urmateriales, des Peritonealepithels, und der Entwickelung des inneren Geschlechtsapparates der Insecten aus demselben Epithel, ist nun kein anderer wesentlicher Unterschied, als dass schon die Anlagen in Continuität stehen, so dass kein Segmentaltrichter zu Stande kommen kann. Demnach wäre die Entwickelung des Geschlechtsapparates der Insecten, wenn auch gegenwärtig nur hypothetisch (Fig. 73), mit derjenigen der Würmer einigermaassen übereinstimmend.

Für diese Anschauung spricht noch der Umstand, dass der niedrigste Tracheat, *Peripatus*, immer noch wahre Segmentalorgane besitzt (*Balfour* 1879, 1883, *Gaffron*). Allerdings ist deren Mitbetheiligung beim Aufbaue der Geschlechtsorgane von *Peripatus* meines Wissens embryologisch noch nicht nachgewiesen; aber schon das Vorkommen von Schlingkanälchen ganz typischer Gestalt in den anderen Segmenten ist eine Thatsache, welche für unsere Frage von grosser Bedeutung ist.

Vielleicht werden künftige Untersuchungen, zunächst über *Campodea* und deren Verwandte, zeigen, ob sogar unter diesen Tracheaten noch Organisationsverhältnisse sich finden, welche die bisher nur hypothetisch angenommene Herleitung fester begründen könnten. Auf jeden Fall wird die Paarigkeit der Geschlechtsgänge bei den Ephemeriden dergleichen Untersuchungen nur dringend empfehlen.

Auf den oben angeführten dritten Punkt, den Mangel einer Chitincuticula in den Geschlechtsgängen, möchte ich um desswillen Gewicht legen, weil die Ephemeriden auch dadurch in schroffem Gegensatze zu anderen Insecten stehen (excl. den Forficulinen). Das unpaarige Endstück derselben (ductus ejac., ovid.) wird nämlich bei diesen in der Regel von einer derben, rauhen Chitinhaut bekleidet (vergl. oben S. 20). Wie aber dieses zu deuten ist, wird im Folgenden erklärt werden.

Der vierte Punkt, das Ausmünden des Oviductes hinter dem siebenten Sternite, ist ebenfalls für die Ephemeriden eigenartig; bei anderen Insecten liegt die Mündung hinter dem achten Segmente (excl. den Strepsipteren, bei denen sie noch viel mehr nach vorne liegt). Ich habe bis jetzt keine bestimmte Ueberzeugung gewonnen, wie dieser

Unterschied morphologisch zu erklären sei. Einerseits kann hier eine blosse Verschiebung des Insertionspunktes der embryonalen Ausführungsgänge vorliegen, andererseits aber kann die Thatsache auf sehr durchgreifenden Gründen basirt sein: wenn der Unterschied primär ist, müsste man zahlreichere Paare Ausführungsgänge annehmen, von welchen bei verschiedenen Gruppen verschiedene persistirten. In dem Falle wären die Ausführungsgänge der Ephemeriden mit denen der übrigen Insecten nicht streng homolog (homophyletisch entstanden); und dies sollte auf eine unerwartete Selbstständigkeit und hohes phyletisches Alter dieser Gruppe hindeuten.

Vielleicht ist aber auch die Frage einfacher. Ihre Lösung kann auch auf einer Revision der Metamerenzahlen des Hinterleibes der Insecten und auf verschiedenartiger Reduction derselben beruhen. Aber auch diese Frage ist viel zu fundamental, als dass ich sie hier gleich zu beurtheilen wagte. Bekanntlich kann (Hymenopt.; Dipt.?) an der Basis des Hinterleibes ein Segment in der Bildung des Thorax theilnehmen (das „Segment médiaire" Latreille's); aus Gründen, die *Brauer* (1881) vorgelegt hat, habe ich über diesen Punkt noch nicht schlüssig werden können. Ausserdem können ja in der Hinterleibsspitze mehrere Segmente in der Bildung einer Cloake mitbetheiligt sein, wodurch die Lage der Geschlechtsmündungen ganz direct beeinflusst wird. Diesen Factor ohne eigene Untersuchungen über die speciellen Gruppen zu beurtheilen, wäre nicht angemessen. Muss ich also diesen Punkt unerklärt lassen, so genügt es mir doch, durch den Befund bei den Ephemeriden auf die Wichtigkeit der Untersuchung dieser Frage aufmerksam gemacht zu haben.

Auch der fünfte Punkt erweist uns die geringe Differenzirung des Ephemeridenkörpers, worüber wir uns jedoch genügend ausgebreitet haben.

Alle diese Ergebnisse sind unzweideutige Beweise für die morphologische Bedeutung der Organisation der Ephemeriden bei der Beurtheilung derjenigen der Insecten überhaupt. So uninteressant und wenig verlockend diese Insectengruppe vom descriptiven und typomorphischen Gesichtspunkte aus erscheinen mag, ebenso wichtig ist ihr Bau für die Morphologie und die morphogenetische Kenntniss des Insectenkörpers. —

Unter den Ephemeriden lernten wir einige Arten kennen, die sich als Ausnahmen von den oben angegebenen Regeln erwiesen; auch diese sind in morphogenetischer Beziehung von gewissem Belang. Wir

wollen zunächst das männliche Geschlecht besprechen. Bei *Polymitarcys virgo* (S. 45, 52; Fig. 34, *A*, 77) entstand innerhalb des Hinterleibes eine Anastomose zwischen den beiden Vasa deferentia. Fernerhin giebt es unter den Ephemeriden Gattungen, wo die beiden Penes unsymmetrisch sind; ich habe sie indessen nicht besprochen, weil ich sie nicht untersucht habe. Dies alles wird uns die Erklärung über gewisse Organisationsverhältnisse des Männchens bei den Forficulinen geben.

Der dänische Forscher *Meinert* hat schon in den Jahren 1863 und 1868 auf einige Befunde bei den Forficulinen-Männchen aufmerksam gemacht, die indessen von Seiten anderer Forscher nicht gewürdigt sind; ich meinerseits will denselben eine nicht unerhebliche Bedeutung für die morphogenetische Erkenntniss des Geschlechtsapparates anerkennen. Mir selbst fehlt es an eigener Erfahrung über diese Insectengruppe, und ich kann also seine Resultate nur referiren.

Die paarigen Vasa deferentia der Forficulinen (1868, Taf. XII, *b*) münden jedes für sich in eine mittlere sphärische Samenblase (*c*) aus, von welcher zwei Ductus ejaculatorii entweder selbstständig (*Labidura advena* Mein., Fig. 5—9), oder als Aeste eines kurzen, gemeinschaftlichen Stammes (*Labidura gigantea* Fabr., Fig. 1, 2) entspringen. Die beiden Ductus verlaufen, vom Muskelschlauche umgeben, durch den cylindrischen Basaltheil des Copulationsorganes, bis jeder einen als „Glans“ bezeichneten Penis (*n*, *n*′) durchdringt. Beide dieser Penes sind bei *L. gigantea* bisweilen einander ganz gleich (Fig. 2), öfter jedoch ist der eine grösser, und dieser liegt dann im penialen Etui zurückgezogen (Fig. 1). Dieselbe Ungleichheit der beiden Penes war beim einzigen untersuchten Exemplare von *L. advena* ebenfalls vorhanden.

Sollte indessen *L. advena* (wie *L. gigantea*) bisweilen auch gleiche Penes besitzen, so wäre diese Form entschieden als Ausgangsform zu betrachten. Ich habe eine solche in Fig. 78 wiedergegeben und dieses Schema mit denen von *Labidura gigantea*, Fig. 79, und *L. advena*, Fig. 80, zusammengestellt.

Ausserdem hatte *Meinert* schon im Jahre 1863 zwei andere Arten, *Forficula auricularia* (Fig. 1—5) und *F. acanthopygia* (Fig. 6—9), untersucht; auch hier fanden sich eine gemeinschaftliche Samenblase und ein sich bald spaltender Stamm, der Ductus ejaculatorius: aber hier war der eine der beiden Aeste fast gänzlich verkümmert und nur als kurzer, blinder Zweig zurückgeblieben; *Meinert* hat ihn als „rudimentum alterius ductus ejaculatorii“ bezeichnet, sogar eher, als er noch den vollständigen zweiten Ductus bei *Labidura* kannte.

In Congruenz hiermit kommt nur ein einziger Penis vor, welcher eine mediane Lage einnimmt.

Auch dieses Gebilde habe ich schematisch in Fig. 81 dargestellt. Niemand, der morphologische Reihen zu würdigen weiss, wird mir einen Vorwurf machen, wenn ich aus Fig. 79—81 auf eine, meines Wissens bei den Forficulinen noch nicht entdeckte Form schliesse, wo gar kein Rudiment mehr zu finden ist (Fig. 82). Eine solche Form wäre eine nur ganz wenig vorgeschrittene Differenzirung vom Stadium der *Forf. auricularia*. Diese Form würde uns dann die Culmination der morphogenetischen Reihe darbieten: ein einziger unpaariger Endabschnitt wäre per defectum entstanden.

Wie aber soll der Anfang dieser Forficulinenreihe morphologisch erklärt werden? Ich denke mir, dass bei dieser Frage die einzige Ausnahme unter den Ephemeriden, *Polymitarcys virgo*, Fig. 77, als Zeuge auftreten kann: die beiden Vasa deferentia selbst und ihre Anastomose bei der genannten Art stellten bei den Ephemeriden aufgeblähte Schläuche dar, dienten also auch etwa als Vesiculæ seminales (S. 46). Bei den Forficulinen ist die Arbeitstheilung weiter getrieben: die Anastomose allein hat diese Rolle übernommen und ist sphärisch ausgedehnt; dann können die Vasa deferentia und Ductus ejaculatorii als enge Leitungsröhren fortbestehen, wie sie anfänglich es waren. Eine unpaarige Samenblase hat sich demnach morphologisch differenzirt, und die ursprünglichen Ausführungsgänge scheinen nunmehr in die gemeinsame Blase einzumünden. Wenn ein exacter Beweis für diese Auffassung noch verlangt wird, so erwarte ich denselben ganz sicher, sobald jene Anastomose (vergl. S. 46) und jene Samenblase bezüglich ihrer Entwickelung untersucht werden, wozu aber mir gegenwärtig jede Gelegenheit fehlt.

Die Geschlechtsorgane der Ephemeriden eröffneten uns die Möglichkeit, dies Organsystem in Connex mit den paarigen Ausführungsgängen bei niederen Thieren zu bringen. Sie ermöglichten uns aber auch durch eine Ausnahmeform, dieses Organsystem in Connex mit demselben bei einer anderen Insectengruppe, den Forficulinen, zu setzen, und hier bis zu einer gewissen Höhe der Differenzirung zu gelangen, welche die Ephemeridengruppe selbst rückwärts beleuchtet. Aus den anfänglich paarigen Ausführungsgängen gelangen wir durch eine kaum unterbrochene Reihe von Formen zu einer mit einfachem, unpaarigem Endabschnitte, welcher alleiniger Ductus ejaculatorius ist. Der Entwickelungsmodus wird bedingt

durch innere Querverbindung der beiden Vasa deferentia und darauf folgende Reduction oder Rudimentärwerden des einen der beiden Endabschnitte. Hier stammen also die Vesicula seminalis und der mediane Endabschnitt von den Vasa, also von der ursprünglichen inneren Genitalanlage her, und entbehren der inneren Chitinhaut, welche für den unpaaren Endabschnitt anderer Insecten öfter als etwas Wesentliches gilt und für das Integument charakteristisch ist. Wenigstens scheint es, nach *Meinert's* Beschreibnngen und Abbildungen zu urtheilen, so der Fall zu sein.

Es scheint mir sehr möglich, dass dieser Entwickelungsmodus von Paarigkeit zu Unpaarigkeit — durch Anastomosenbildung und Reduction per defectum — auch innerhalb anderer Insectengruppen aufgewiesen werden kann. Indessen kommt es mir hier weniger darauf an, eine immer doch nicht erreichbare Vollständigkeit von Beispielen nachzustreben, vielmehr aber den Entwickelungsmodus selbst durch eine vergleichend-anatomische Reihe von Formen morphologisch begründet zn sehen.

Dieser Entwickelungsmodus ist aber für das männliche Geschlechtsorgan nicht der einzige; denn in meiner vorläufigen Mittheilung (1883) über unsere Frage habe ich noch einen zweiten angedeutet. Bei einigen anderen Insectengruppen sind anatomische Befunde beschrieben, welche mir viel eher auf eine gewisse Paarigkeit hinzudeuten schienen, als auf einen unpaarigen Endabschnitt: aus typomorphischen Vorurtheilen setzte man nämlich diesen Abschnitt einfach voraus und beschrieb ihn als „äusserst kurz“. Solche Angaben erschienen mir verdächtig. „Diese Gruppen müssen auf's Neue untersucht werden, und zwar nicht, wie früher, durch Zerzupfen allein, sondern an kritischen Stellen nach vollständigen Reihen von Schnitten“. Damals hatte ich keine derartige eigene Erfahrung über diese Gruppen. Erst im Juli bis September des Jahres 1883 habe ich mich bemüht, über diesen Punkt durch eigene Untersuchungen Ueberzeugung zu gewinnen. Die Ergebnisse haben meine Vermuthungen bestätigt; ich bin aber (vergl. das Vorwort) gezwungen, hier nur Vorläufiges über einige dieser Gruppen mitzutheilen, und zwar sowohl um dem oben dargestellten Thatbestande bei den Ephemeriden seine rechte Beleuchtung zu geben wie auch den beim männlichen Geschlechte anderer Insecten vorkommenden zweiten Entwickelungsmodus von Paarigkeit zu Unpaarigkeit darzustellen.

Als Ausgangspunkt bei dieser Darstellung dient uns wieder das undifferenzirte Stadium der Ephemeridenlarve, welches Fig. (74) 75 schematisch darstellt. Die von den inneren Genitalanlagen heranwachsenden paarigen Stränge, welche sich zu Ausführungsgängen entwickeln, gehen in das Integument über; dieses aber stülpt sich in den Hinterleib hinein (Fig. 83 und folgende). Hier kann sich das Integument in zwei verschiedenen Weisen verhalten: entweder kommt es innerhalb dieser Tasche zur Bildung eines Copulationsorganes, oder auch bleibt ein solches Gebilde gänzlich aus. Ersteres ist bei den nächsten Verwandten der Ephemeriden der Fall, nämlich bei den Perliden und einigermaassen auch bei den Libelluliden, und fernerhin noch bei anderen Insecten, z. B. bei gewissen Coleopteren. Die zweite Alternative findet bei anderen Gruppen der Orthopteren, z. B. den *O. saltatoria*, in gewisser Beziehung auch bei einigen Neuropteren u. A., statt. Ich erlaube mir, dieses in Bezug auf die resp. Insectengruppen kurz zu demonstriren.

Bei den verschiedenen Perliden-Gattungen scheint der Endabschnitt sehr verschieden gestaltet zu sein. *L. Dufour* giebt für *Perla bicaudata* einen sehr kurzen, gemeinschaftlichen Ductus ejaculatorius an (S. 613, Fig. 204, 205), und *Imhof* beschreibt ebenfalls (S. 31, Fig. 9) bei *Perla maxima* (*bicaudata*) einen nicht so sehr langen, unpaarigen Endabschnitt; hingegen hat *Gerstaecker* (1874; S. 243, Fig. 13, 14) bei *Nemoura lateralis* einen ausserordentlich langen, gemeinschaftlichen Ductus gefunden. Diese Gruppe scheint also grosse Differenzen zu zeigen und verdient deshalb eingehender untersucht zu werden.

Selbst habe ich die reife Larve von *P. bicaudata* untersucht und fand eine Organisation, die ich schematisch in Fig. 85 wiedergegeben habe: in einer integumentalen Tasche liegt ein chitinbekleideter, mit Widerhäkchen versehener, abgerundeter Penis, worin die beiden Vasa selbstständig eindringen. Sie münden hier in einen kurzen, gemeinschaftlichen Abschnitt, und mir kam dieser als ein Integumentalgebilde vor; jedoch habe ich dies nicht an Querschnitten untersucht.

Ueber die inneren Geschlechtsorgane der Libelluliden haben uns *Rathke* und *L. Dufour* (S. 570, Fig. 168) die ersten Nachrichten gegeben. Aus eigener Anschauung kenne ich sie bei *Aeschna juncea*, einigen *Libellula*- und *Agrion*-Arten, bei denen das Organ einen sehr constanten Bau zeigt. Die beiden Vasa deferentia fand ich vesiculaartig ausgedehnt, wie bei den Ephemeriden; sie legen sich im hinteren Körperende in S-förmige Biegungen und laufen zuletzt, einander median be-

rührend, eine kurze Strecke nach vorne; hier vereinigen sie sich, und der mittlere Theil dringt conisch abwärts gegen die am neunten Sternite belegene Geschlechtsöffnung. Diesem Abschnitte sich anlegend, bildet die äussere Haut einen als rudimentären Penis bezeichneten trichterförmigen Vorsprung, der stark chitinisirt ist und von zwei kleinen, seitlichen Lippchen verdeckt wird (vergl. das Schema Fig. 84). Querschnitte haben erwiesen, dass die Chitincuticula durch die Mündung des als Penis bezeichneten Theilchens sich in den gemeinsamen Abschnitt erstreckt und erst am Grunde desselben aufhört, wo die beiden Vasa, jedes für sich, einmünden. Hier ist also der unpaarige Endabschnitt vom Integumente gebildet; er ist eine Differenzirung des eingestülpten Theiles der Haut und kann also mit dem unpaarigen Ductus ejaculatorius der Forficulinen nicht als homolog anerkannt werden.

Aehnliche chitinisirte Copulationsapparate, die in einer integumentalen Tasche ihren Platz haben, und nur zum Zwecke der Paarung hervordringen, haben z. B. bei den Coleopteren eine grosse Verbreitung. In Fig. 89 habe ich das Schema einer *Cetonia* gegeben (nach *Lacordaire*). Eben dieses Copulationsglied hat in letzter Zeit ein grosses Interesse gewonnen. Ich brauche aber kaum zu betonen, dass jede Beurtheilung der Einzelheiten des Gliedes auf genaues Studium sich gründen muss, und dass ich noch keineswegs auf diesem Gebiete orientirt bin. Mein Schema hat nur den Zweck, die Aufmerksamkeit darauf hinzulenken, dass das Vorhandensein einer Chitincuticula auch im sogenannten Ductus ejaculatorius von Belang ist. Eine solche wird nämlich entscheiden, ob wir es hier mit einem Integumentalderivat zu thun haben, oder ob die beiden Vasa deferentia per confluentiam einen unpaarigen Ductus ejaculatorius hergestellt haben. Aus der Mündung dringt das chitinisirte Rohr bisweilen umgestülpt hervor und vermittelt die Vereinigung der Geschlechter; mancher bezeichnet eben diesen Theil als Penis. Wie ersichtlich, liegen hier so viele Fragen offen, dass sie nur durch eingehende Untersuchungen beantwortet werden können.

Von diesen wahren Begattungsgliedern wenden wir uns zur Betrachtung des Endabschnittes bei den *Orthoptera saltatoria*. Mehrere Forscher haben die Geschlechtsorgane dieser Insecten untersucht, z. B. *Léon Dufour*, *L. H. Fischer* und neulich *Berlese*. Die von den beiden erstgenannten gegebenen Beschreibungen und Abbildungen leiden aber an dem Uebelstande, dass die Organe in situ ihre Ausführungs-

gänge und deren gegenseitige Verhältnisse meistens verdecken. *Berlese* giebt Figuren, die in dieser Beziehung mehr aufklärend sind; mit seinen Angaben stimmt das Wenige, was ich selbst untersucht habe, so ziemlich überein.

Eigene Untersuchungen habe ich durch Dissectionen und Schnittreihen bei einigen Arten angestellt, nämlich bei *Decticus verrucivorus*, *Psophus stridulus*, *Pezotettix pedestris*, *Pachytylus migratorius*, *Stenobothrus variabilis*, *Gryllotalpa vulgaris* u. A. Die oft zahlreichen Schleimdrüsen, welche z. Th. als Vesiculæ seminales dienen, sammeln sich beiderseits mit dem Vas deferens zu einem Gange, welcher mit dem der anderen Seite in einen gemeinschaftlichen Ausführungsgang mündet. Letzterer ist ein Integumentalgebilde, dessen Wände von sehr verdickter Hypodermis mit ihrer Chitincuticula gebildet werden. Im Grunde dieses Abschnittes ist die Cuticula dünn, stärker gegen die Mündung hin, wo sie mit chitinisirten Leisten und Haken bewaffnet ist. Das Ganze wird durch stark entfaltete Muskeln in Bewegung gesetzt. Schematisch habe ich den einfachen Anfang dieses Apparates in Fig. 86, und denselben bei *Oedipoda* (nach *L. Dufour*) in Fig. 87 wiedergegeben.

Wie *Graber* hervorgehoben hat (S. 385, 386), findet sich hier kein specieller Theil, der als Penis oder Glans bezeichnet werden könne; es findet sich nur eine lange, chitinbekleidete Einstülpung des Integumentes, die „Ductus ejaculatorius“ benannt wird. Es kommt bekanntlich hier auch keine eigentliche Vereinigung der Geschlechter zu Stande, bei welcher ein Copulationsglied nöthig wäre. Der Samen wird nämlich eben in dem erwähnten mittleren Abschnitte zu Samenpacketen, Spermatophoren, eingekapselt, welche das Männchen in die Genitalöffnung des Weibchens bringt. Hier kann ich diesen, in physiologischer Beziehung so eigenthümlichen Vorgang nicht eingehender besprechen, sondern beschränke mich nur darauf, auf *Graber's* Behandlung dieser Frage (S. 396) hinzuweisen.

Den besprochenen schematischen Figuren habe ich noch die von *Panorpa communis* (Fig. 88) angereiht, und zwar weil ich diese Art eingehend untersucht habe. *Loew* hat schon 1848 mehrere Planipennen-Gattungen in vorzüglicher Weise untersucht und abgebildet, darunter auch *Panorpa* (Tab. IV, Fig. 1, 3). In Fig. 8 wird von ihm ein „länglich viereckiger Behälter von sehr musculösem Baue“ beschrieben, welcher die beiden Vasa deferentia aufnimmt und durch einen nach hinten hin S-förmig geschwungenen Ductus ejaculatorius nach aussen mündet. Dieser Abschnitt ist nun aber keineswegs „muskulös“; seine Wände

bestehen aus ganz ähnlicher, verdickter Hypodermis, wie wir am Endabschnitte der Orthoptera fanden; und auch hier lässt sich die Chitinhaut bis zu den Mündungen der beiden Vasa erkennen. Der gemeinschaftliche Ductus ejaculatorius ist also eine Einstülpung des Integumentes. Zwei verschiedenartige Drüsen münden in denselben hinein, und die Mündung ist mit zweierlei Chitinhäkchen bewaffnet. Diese wage ich augenblicklich nicht morphologisch zu deuten, ebensowenig wie die einigermaassen ähnlichen Gebilde, welche bei *Bombus* u. A. (vergl. *Schenck, Thomson* u. A.) vorkommen.

Hiermit muss ich die männlichen Organe verlassen und will nur noch die weiblichen kurz besprechen.

Fig. 90 und 91 brauchen keine weitere Erklärung: sie stellen die Schemata für die Larve und Nymphe der einfacher gebauten Ephemeriden dar. In Fig. 92 ist die Intersegmentalfalte etwas vertieft, etwa wie bei *Palingenia longicauda*. Fig. 93 zeigt eine differenzirte Ovivalvula und die beiden bei *Hept.* (*venosa* und) *elegans* beobachteten taschenartigen Gebilde, die bei der Paarung wohl eine Rolle spielen. Bei allen diesen Ephemeriden konnten wir eine gemeinschaftliche Vagina noch nicht annehmen.

Bei den Perliden liegt die Sache schon anders. *Gerstaecker's* Angabe vom Jahre 1874 (S. 248) über *Nemoura lateralis* scheint mir sehr aufklärend zu sein. Er fand im 7. und 8. Segmente (nicht im 6. und 7., denn seine Fig. 8 zeigt deutlich, dass *Gerstaecker* ein Segment zu wenig zählt) „einen durch die dünne Körperhaut hindurchschimmernden, ziemlich umfangreichen Chitinapparat von fast glockenförmigem Umriss (Fig. 9), welcher nach seinem Zusammenhange mit den inneren Fortpflanzungsorganen nur als eine Vagina von auffallender Form und Weite angesehen werden kann". „Er flacht sich gegen den Endrand des siebenten [8.!] Segmentes hin immer mehr ab und öffnet sich vor [muss aber hinter heissen] diesem in Form eines klaffenden Längsschlitzes." Im Grunde dieser eigenthümlichen Chitinkapsel münden seitlich die Oviducte ein, und „neben dem einen derselben eine ziemlich grosse, zartwandige Blase (Fig. 9, *v*), welche mir jedoch nicht den Eindruck eines Receptaculum seminis machte". *Imhof* (S. 34, Fig. 10, 11) hat ähnliche Gebilde bei *Perla maxima* gefunden; er bezeichnet aber das grosse sackähnliche Gebilde als Receptaculum, und fand es nach der Paarung voll von Spermatozoen.

Meine wenigen eigenen Untersuchungen stimmen mit *Gerstaecker's* Angaben ziemlich überein. Ich halte, nach einer *Chloroperla* zu ur-

theilen, das mittlere glockenähnliche Organ entschieden für eine Vagina und dessen blasenförmigen Aufsatz für ein Receptaculum seminis. Diese Vagina (vergl. das Schema Fig. 94) empfängt das Copulationsglied des Männchens (Fig. 85).

Die Genital-Intersegmentalfalte, welche bei den Ephemeriden noch keine Vagina darstellte, hat also bei den Perliden ihren mittleren Theil, wo die Oviducte einmünden, bedeutend vertieft, während der übrige Theil unverändert geblieben ist. Aus der Genital-Intersegmentalfalte hat sich also bei den Perliden eine wahre Vagina diffenzirt. Und diese Entfaltung steht in nächstem Connex mit einer auch bei den Perliden verbreiteten Bildung einer Ovivalvula, welche den Genitalraum vergrössert.

Bei den Libelluliden (Schema Fig. 95) habe ich ebenfalls constatirt, dass die Chitinhaut bis zum Anfange der beiden Oviducte reicht, und bekanntlich ist bei den Coleopteren (Fig. 96) die Vagina, die Bursa copulatrix und das Receptaculum seminis von derber Chitinhaut überkleidet.

Es wird nicht möglich sein, das umfangreiche Thema in diesem Capitel eingehend zu behandeln. Mein Zweck ist erreicht, wenn dargelegt wurde, dass auch die verschiedenen höheren Insectengruppen in Bezug auf den Endabschnitt ihrer Geschlechtsorgane einer genauen Revision unterworfen werden müssen: das Vorhandensein wahrer Integumentalgebilde in den Wänden des Endabschnittes deutet auf einen anderen Ursprung, als wenn keine solche vorkommen. Reicht das Integumentalderivat bis zu den beiden Mündungen der Geschlechtsgänge hin, dann ist eine gewisse Paarigkeit immer noch vorhanden und deutet auf die undifferenzirten Stadien niederer Insecten hin. Reicht hingegen das Integument nicht so weit, indem ein unpaariger Endabschnitt auch von Seiten der inneren Geschlechtsgänge allein zu Stande kommt, dann ist der gemeinschaftliche Abschnitt per confluentiam entstanden.

Meine Untersuchung hat sich, von niederen Insectengruppen anfangend, gegen höher differenzirte Formen hin erstreckt. Die Beschaffenheit einer solchen genetischen Untersuchung zwingt uns, die immer sich complicirenden Organisationsverhältnisse nur behutsam zu beurtheilen. Ich habe mir nicht das Ziel gestellt, auch die höher differenzirten Formen hier zu behandeln, bei denen ein unpaariger Abschnitt gewiss oft per confluentiam entsteht. Die für die niederen Insectengruppen constatirten Befunde werden, hoffe ich, anderen Forschern die

Untersuchung auch von höheren Gruppen, und zwar mit bestimmter Fragestellung, empfehlen; und so wird das Problem allmälig seiner Lösung näher gebracht. —

Die in vorliegender Arbeit gegebene Untersuchung hat also erwiesen, dass die Ausführungsgänge bei gewissen niederen Insectengruppen, *entschieden paarig* sind; in anderen ist ein *unpaariger Endabschnitt per defectum entstanden*; in noch anderen hat sich der angeblich unpaarige Endabschnitt als ein *die beiden paarigen Gänge vermittelnder*, *integumentaler Abschnitt* erwiesen, der erst *secundär* sich jenen angeschlossen. Erst nach dieser Vermittelung können die *inneren paarigen Theile auch per confluentiam unpaarig werden.*

Diese auf vergleichend-anatomischem Wege gewonnenen Resultate erlauben uns die Schlussfolgerung, dass die für die Insecten allgemein angenommene Unpaarigkeit des Endabschnittes der Geschlechtsorgane in der That secundär entstanden ist und sich aus einem primären paarigen Anfang phylogenetisch entfaltet haben muss.

Zugleich aber ergiebt sich, dass diese Entwickelung keineswegs in einer einzigen phyletischen Folge stattgefunden haben kann. Für das Männchen habe ich nämlich zwei verschiedene Entwickelungsmodi aufgewiesen; und demnach ist der unpaarige Endabschnitt bei den Insecten heterophyletisch entstanden. Wir haben hier mit homomorphen, nicht mit homophylen Gebilden zu thun. Und dies Resultat mahnt speciell zu behutsamer Beurtheilung des ganzen Themas. Es mag zugleich ein concretes Beispiel sein, wie wenig phylogenetische Probleme sich durch Construction vom Protentomon (vergl. S. 16) lösen lassen, und wie wenig das, was heute die Imagines der Insecten überhaupt kennzeichnet, auch für die Vorfahren derselben charakteristich gewesen ist (vergl. S. 20).

Die auf vergleichend-anatomischem Wege gemachten Schlüsse lassen sich auch entwickelungsgeschichtlich controlliren. Auch aus diesem Gesichtspunkte haben meine Resultate sich als stichhaltig erwiesen.

In einer vorläufigen Mittheilung über die „Entwickelungsgeschichte der Ausführungsgänge der Sexualdrüsen bei den Insecten“ hat *J. Nusbaum* (1882) Beobachtungen über zwei Pediculinen (*Lipeurus bacilus* und *Goniocotes hologaster*) und *Blatta orientalis* gegeben. Diese haben ihm erlaubt, einige allgemeine Schlüsse (S. 642) zu ziehen, die mit meinen Resultaten so übereinstimmen, dass ich es nicht unterlassen will, *Nusbaum's* Thesen hier in extenso wiederzugeben.

„1) Die bisherige Annahme, dass die hinteren Stränge der Sexualdrüsenkeime, mit einander verwachsend, dem ganzen Ausführungsgange den Anfang geben — ist unrichtig, da aus diesen Strängen nur die Vasa deferentia oder die Oviducte entstehen.

2) Alle anderen Theile des Ausführungsapparates (Uterus, Vagina, Receptaculum seminis, Ductus ejaculatorius, Penis und alle Anhangsdrüsen) entwickeln sich aus dem Hautepithel.

3) Äussere bindegewebige Hüllen und die Musculatur des Ausführungsapparates entstehen aus den sich in der Körperhöhle der sich entwickelnden Larve befindenden Mesodermzellen.

4) Die Ausführungsgänge entstehen als paarige Keime. Alle unpaaren Theile (Uterus, Penis, Receptaculum seminis, unpaarige Drüsen u. s. w.) entstehen aus paarigen Anlagen. Man muss deshalb den unpaarigen Ausführungsapparat der Insecten morphologisch als eine secundäre, mehr complicirte Form betrachten.

5) Die männlichen und weiblichen Ausführungsgänge der Sexualdrüsen sind ganz homologe Organe.

6) Die Höhlungen der Oviducte, des Uterus und der Vagina beim Weibchen, so wie die Höhlungen der Vasa deferentia, der Anhangsorgane und des Ductus ejaculatorius beim Männchen, entstehen ganz unabhängig von einander und treten nur secundär in Verbindung".

Durch die zuvorkommende Mittheilung des Herrn Prof. *Ganin* in Warschau ist es mir bekannt, dass Dr *Nusbaum* seine Untersuchungen über die embryologische Entwickelung dieser Organe noch bei anderen Insectenarten fortgesetzt hat, und dass die Schlüsse sich auch fernerhin als richtig erwiesen haben.

Hiermit stimmt auch die Angabe *Graber's* (siehe oben S. 20), dass die Geschlechtsgänge bei der *Chironomus*-Puppe paarig seien; an *Corethra*- und anderen Dipteren-Puppen habe ich übrigens dieses auch bestätigen können.

Die Untersuchungen über die Ausführungsgänge der Geschlechtsorgane bei den Insecten haben uns also auf den zwei einzigen Wegen — dem vergleichend-anatomischen und dem embryologischen —, welche uns zu Gebote stehen, und zwar unabhängig von einander, gleiche Resultate gegeben. Die Berechtigung der hieraus gezogenen morphogenetischen Schlussfolgerungen scheint demnach gesichert; ihre fernere Entwickelung hingegen bleibt der Zukunft überlassen.

Literatur-Verzeichniss.

Aldrovandi, De animalibus insectis libri septem. Bononiæ 1602.

Audouin, Lettre sur la génération des insectes. Ann. d. sc. nat., II, 1824, S. 281—285.

Balfour, Handbuch der vergleichenden Embryologie. Autoris. Übers. von *Vetter*, I—II. Jena 1880—1881.

———, The anatomy and development of Peripatus capensis. Quart. Journ. of Micr. Sc. for April 1883.

Berlese, Ricerche sugli organi genitali degli Ortotteri. Atti de' Lincei; Ser. 3, Mem. della classe di sc. fis., mat. e nat. Vol. XI. Roma 1882.

Bessels, Studien über die Entw. der Sexualdrüsen bei den Lepidopteren. Zeitschr. f. wiss. Zool., XVII, 1867, S. 545—564.

Bonnet, Traité d'insectologie, P. I—II. Paris 1745.

Brandt, *Al.*, Über das Ei und seine Bildungsstätte. Leipzig 1878. (Nur diese Ausgabe ist citirt; russisch erschienen im J. 1876, Moskau).

Brauer, Betrachtungen über die Verwandlungen der Insecten im Sinne der Descendenz-Theorie. Verh. d. k. k. zool.-bot. Ges. in Wien, Bd. XIX, 1869, S. 299—318.

———, Über das Segment médiaire Latreille's Sitz.-Ber. d. Wiener Ak. d. Wiss. Bd. LXXXV, April 1882.

Brullé (Castelnau, Blanchard, I), Hist. nat. des animaux artic. Paris 1835. Introduction, S. LII—LXIII.

Burmeister, Handbuch d. Entomologie. Berlin. I, 1832; II, 2, 1838—1839.

———, Beitrag zur Entwickelungsgeschichte der Ephemeriden. D'Altons Zeitung für Zool., Zootomie und Palæozool., T. I, N:o 14, 1848, S. 109—112.

Calori, Sulla generazione vivipara della *Cloe diptera*. Nuov. Ann. Sc. nat. Bologna, IX, 1848, S. 38—53. (Citirt nach *Eaton*).

Camerano, Anatomia degli Insetti. Torino 1882.

Carus, *C. G.*, Lehrbuch der Zootomie. Leipzig 1818.

———, Entdeckung eines deutl. Blutlaufes bei Insecten. Isis, 1827, IV, Sp. 317.

Carus, *J. V.*, Geschichte der Zoologie. München 1872.

Carus, *J. V.* und *Engelmann*, *W.*, Bibliotheca zoologica, I—II. Leipzig 1861.

Claus, Grundzüge der Zoologie. 3 Aufl. Leipzig 1876.

——, Lehrbuch der Zoologie. Leipzig 1883.

Cornelius, Beiträge zur näheren Kenntniss der *Palingenia longicauda* Ol. Elberfeld 1848.

Cosmovici, Études des glandes génitales et des organes segmentaires des annélides polychètes. Arch. d. zool. exp. et gen., Vol. VIII, 1880.

Cuvier, Vorlesungen über vergleichende Anatomie, I—IV. (*Duméril;* übers. von *Froriep* und *Meckel*). Leipzig 1809—1810.

Darwin, On the origin of species by means of natural selection. London 1859.

De Geer, Französisch: Mém. pour servir à l'hist. des ins., II, 2. Stockholm 1771. — Deutsch: Abhandl. z. Gesch. d. Ins., II, 2. Nürnberg 1779.

Dufour, *Léon*, Recherches anat. et phys. sur les Orthoptères, les Hymenoptères et les Névroptères; prés. à l'ac. le 3 mars 1834. Mém. prés. par divers sav. à l'acad. roy. d. sc. de l'inst. de France, VII, S. 265—647. Paris 1841.

Dutrochet, Mém. sur les métamorphoses du canal alimentaire dans les insectes. Referirt in Meckels Archiv, 1818, S. 285—293.

Duval, De l'emploi du Collodion humide pour la pratique des coupes microscopiques. Journ. de l'Anat. et Phys., XV. An., N:r 2, S. 185 ff. (Zool. Jahresbericht f. 1879, S. 35).

Eaton, A Monograph on the Ephemeridæ. Trans. of the Ent. Soc., London 1871, S. 1—164.

Eisig, Die Segmentalorgane der Capitelliden. Mitth. d. zool. Stat. zu Neapel, I, 1, S. 93—118.

Fischer, *L. H.*, Orthoptera europæa. Leipzig 1853.

Gaede, Beyträge zur Anat. d. Insecten; I, Altona 1815; II, Bonn 1823.

——, Physiologische Bemerkungen über die sog. Gallgefässe der Insecten. Acta Acad. Leop. Carol., T. X, 2, 1821.

Gaffron, Beitr. zur Anat. und Hist. von *Peripatus*. Schneider's Zool. Beiträge, I, 1, 1883, S. 33—60.

Ganin, Beitr. zur Erkenntn. der Entw.gesch. bei den Insecten. Zeitschr. f. wiss. Zool., XIX, 1869, S. 381—451.

Gegenbaur, Grundzüge (1870) und Grundriss (1878) der vergl. Anatomie. Leipzig.

——, Die Stellung und Bedeutung der Morphologie. Morph. Jahrb., I, 1875, S. 1—19.

Gerstaecker, Arthropoden, Bd. II des Handbuches der Zoologie von *Carus* und *Gerstaecker*. Leipzig 1863.

——, Die Klassen und Ordnungen der Arthropoden. In *Bronn-Gerstaecker*, Die Kl. u. O. des Thierreichs, Bd. V. Leipzig 1866—1879.

——, Über das Vorkommen von Tracheenkiemen bei ausgebildeten Insecten. Zeitschr. f. wiss. Zool., XXIV, 1874, S. 204—252.

Godart, Remarques sur les differ. spécifiques des organes males, etc. du genre Cetonia. Ann. Soc. Ent. France, 2 Série, T. IX, S. 665—680.

Goedart, Metamorphosis et Historia Naturalis Insectorum, 1667. — Pars II. De Insectis, 1667. (Citirt nach *Carus* und *Hagen*).

Graber, Die Insecten, I—II. Naturkräfte Bd. XXI—XXII. München 1877 —1879.

Grenacher, Beitr. zur Kenntniss des Eies der Ephemeriden. Zeitschr. f. wiss. Zool., XVIII, 1868, S. 95—98.

———, Einige Notizen zur Tinctionstechnik. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 16, 1879, S. 463.

Haeckel, Generelle Morphologie der Organismen, I—II. Berlin 1866.

———, Die Gastræa-Theorie, die phylogenetische Classification des Thierreichs und die Homologie der Keimblätter. Jenaische Zeitschrift, Bd. VIII, 1874, S. 1—56 u. Fortsetzung IX, S. 402—508, XI, S. 1—99.

Hagen, Übersicht der neueren Literatur betreffend die Neuroptera Linné. Stett. Ent. Zeit., 1849, S. 354—371.

———, Bibliotheca entomologica, I—II. Leipzig 1862—1863.

v. Hayek, Handbuch der Zoologie, Bd. II. Wien 1881.

Hegetschweiler, De insectorum genitalibus diss. inaug. zootom. Turici 1820.

Herold, Entw.gesch. der Schmetterlinge. Cassel und Marburg 1815.

Hertwig, *O.* und *R.*, Die Coelomtheorie. Jena 1881.

v. d. Hoeven, Handbuch der Zoologie, I—II. Leipzig 1850—1856.

Hunter, *J.*, Observations on Bees. Phil. Trans. 1792, S. 128—195.

Huxley, Grundzüge der Anatomie der wirbellosen Thiere. Autoris. Übers. v. Spengel. Leipzig 1878.

Imhof, Beiträge z. Anat. der *Perla maxima* Scop. Inaug. Diss. (Zürich). Aarau 1881.

Joly, On the reproductive Apparatus of the Ephemeridæ. The Ann. and Mag. of Nat. Hist., IV Ser., Vol. XIX, 1877, S. 193—195.

Kleinenberg in *Foster-Balfour*, Grundz. d. Entw.gesch. d. Thiere. Deutsche Übersetzung. Anhang. Leipzig 1876.

Kraatz, Über die Wichtigkeit der Untersuchung des männlichen Begattungsgliedes der Käfer für Systematik und Art-Unterscheidung. Deutsche Ent. Zeitschr., 1881, S. 113—126.

———, Über das männliche Begattungsglied der europäischen Cetoniden und seine Verwendbarkeit für deren scharfe specifische Unterscheidung. Ebenda S. 129—142.

Lacaze-Duthiers, Recherches sur l'armure génitale des insectes. Ann. d. sc. nat., 3:e Série, Zool., T. XII, 1849, S. 353—374.

Lacordaire, Intr. à l'entomologie, I—II. Paris 1834—1838.

Lesser, Insecto-Theologia. Leipzig 1738. (Citirt nach *Carus* und *Hagen*).

Leuckart (und *Frey*; *Wagner's* Zootomie, II), Lehrbuch der Anatomie der wirbellosen Thiere. Leipzig 1847.

——, Über die Micropyle und den feineren Bau der Schalenhaut bei den Insecteneiern. Müllers Archiv f. Anat. und Phys., 1855, S. 90—264.

Leuckart und *Bergmann*, Vergl. Anat. und Phys. Stuttgart 1852.

Leydig, Der Eierstock und die Samentasche der Insecten. Nova Acta Acad. Leop. Carol., XXXIII, 1867.

Lindeman, Vergl.-anat. Untersuchung über das männl. Begattungsglied der Borkenkäfer. Bull. Soc. Nat. Moscou, 1875, I, S. 196—252.

——, Monographie der Borkenkäfer Russlands. Bull. Mosc. 1877—1879.

Linné, Systema Naturæ.

Loew, Horæ anatomicæ. I, 1—3. Posen 1841.

——, Abbild. und Bemerk. z. Anat. einiger Neuropteren-Gattungen. Linnæa, 1848, S. 345—385.

Lubbock, The ova and pseudova of Insects. Phil. Trans., T. 149, 1859, S. 341—369.

——, On the Development of *Chloeon dimidiatum*, 1—2. Trans. Linn. Soc. London, Tom. XXIV, 1863, S. 61—78; Tom. XXV, 1866, S. 477—492.

——, On the Origin and Metamorphoses of Insects. London 1874.

Lyonet, Recherches sur l'anatomie et la métam. de différentes espèces d'insectes; Ouvrage posthume. Paris 1832.

Malpighi, Dissertatio epistolica de Bombyce. 1669. (Citirt nach *Carus* und *Hagen*).

Mayer, *P.*, Über Ontogenie und Phylogenie der Insecten. Jenaische Zeitschrift. X, 1876, S. 125—221.

Meinert, Anatomia Forficularum; Dissert. I. Kjöbenhavn 1863.

——, Om dobbelte Sædgange hos Insecter. Naturhist. Tidsskrift, 3 Række, 5 Bd., 1868, S. 278—294.

Milne-Edwards, Leçons sur la physiologie et l'anat. comp., Tome IX. Paris 1870.

Mouffet, Insectorum — — theatrum. London 1634.

Müller, *J.*, Über die Entw. der Eier im Eierstock bei der Gespenstheuschrecken und eine neuentdeckte Verbindung des Rückengefässes mit den Eierstöcken bei den Insecten. Nova Acta Acad. Leopold. Carol., T. XII, 2, 1825, S. 553—672.

Nusbaum, Zur Entwickelungsgeschichte der Ausführungsgänge der Sexualdrüsen bei den Insecten. Zool. Anzeiger, 1882, S. 637—643.

Ormancey, Recherches sur l'étui pénial considéré comme limite de l'espèce dans les Coléoptères. Ann. d. sc. nat., 3:e sér., Zool., T. XII, 1849, S. 227—242.

Packard, The Ancestry of Insects. Chapt. XIII of „Our Common Insects". Salem 1873.

Palmén, Zur Morphologie des Tracheensystems. Helsingfors und Leipzig 1877.

——, Zur vergleichenden Anatomie der Ausführungsgänge der Sexualorgane bei den Insecten. Morph. Jahrb., IX, 1883, S. 169—176.

Pictet, Histoire naturelle des Insectes Névroptères; II, Fam. des Éphémérines. Genève—Paris 1845.

Ramdohr, Abh. über die Verdauungswerkzeuge der Insecten. Halle 1811.

Rathke, De Libellarum partibus genitalibus, Programma. Regimonti 1832.

Ray, *J.*, Historia insectorum. London 1710. (Citirt nach *Carus* und *Hagen*).

Réaumur, Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes, T. VI. Paris 1742.

Roesel, Insecten-Belustigungen, I—IV. Nürnberg 1746—1761.

Roussel, Recherches sur les organes génitaux des insectes coléoptères de la famille des Scarabéides. Comptes rendus de l'Ac. d. sc. Tome 50, 1860, S. 158—161.

Savigny, Mémoires sur les animaux sans vertèbres. Paris 1816.

Schiefferdecker, Ueber die Verwendung des Celloidins in der anatomischen Technik. His' und Braune's Archiv f. Anat. u. Entw.gesch., 1882, S. 179—201.

Schneider, *A.*, Über die Entwickelung der Geschl.org. der Insecten. Zool. Beiträge, I, 1, 1883, S. 62—63.

v. Siebold, Über die Spermatozoen der wirbellosen Thiere. IV. Müllers Archiv f. Anat., 1837, S. 392—433.

v. Siebold (u. Stannius), Lehrb. d. vergl. Anatomie, I. Berlin 1848.

Stein, Vergl. Anat. und Phys. der Insecten I. Die weiblichen Geschlechtsorgane der Käfer. Berlin 1847.

Straus-Dürckheim, Considerations générales sur l'anat. comp. des anim. articulés. Paris 1828.

——, Traité pratique et théor. d'anatomie comp., I—II. Paris 1843.

Suckow, Geschlechtsorgane der Insecten. Heusingers Zeitschrift für die organische Physik, II, 1828, S. 231—264.

——, Verdauungsorgane der Insecten. Ibid. III, 1829, S. 1—89.

Swammerdamm, Historia insectorum generalis. Utrecht 1669.

——, Ephemeri vita of afbeeldingh van's menschen leven etc. Amsterdam 1675. — (Englisch 1681).

——, Bybel der Natuure. Leyden 1737. — Citirt wird nur Boerhaves deutsche Übersetzung: Bibel der Natur. Leipzig 1752.

Thomson, *C.*, Hymenoptera Scandinaviæ, T. II. Lundæ 1872.

——, Några anmärkningar öfver arterna af slägtet Carabus. Opusc. entom., VII. Lund 1875.

d'Udekem, Développement du Lombric terrestre. Mém. couronnés et mém. des savants étr. publiés par l'ac. d. sc. de Belgique, Tome XXVII.

Vayssière, Recherches sur l'organisation des larves des Éphémèrines. Ann. des sc. nat., 6:e Série, Zool., T. XIII, 1882.

Vogt, *C.*, Zoologische Briefe. Frankfurt 1851.

Weismann, *A.*, Die Entwickelung der Dipteren im Ei. Zeitschr. f. wiss. Zool., XIII, 1863.

——, Die nachembr. Entw. der Musciden. Ibid. XIV, 1864, S. 187—336.

——, Die Metamorph. der Corethra plumicornis. Ibid. XVI, 1866, S. 45—127.

Williams, Researches on the Structure and Homology of the reproductive Organs of the Annelids. Phil. Trans., T. 148, 1858, S. 93—144.

Wotton, De differentiis animalium libri decem. Lutetiæ Parisiorum 1552. (Citirt nach *Carus* und *Hagen*).

Erklärung der Abbildungen.

Alle Contouren und gröberen Einzelheiten in Fig. 1—45 und 55—68 sind mit Benutzung der Camera von mir gezeichnet. Bei Eintragung der feineren Einzelheiten in Fig. 1, 2, 5—7 und bei der Anfertigung der ganzen Fig. 46, 48—54 hat Mag. *Hjalmar Schulman* mir freundlichst Hülfe geleistet. Die meisten Figuren sind nur schwach vergrössert, weil eine Darstellung von histologischen Einzelheiten durch dieselben nicht bezweckt ist.

Durchgehende Bezeichnungen
in Fig. 1—35, 38—68.

a: *anus*, After;
b: *bursa (copulatrix)*, Paarungstasche;
bc: Chitinhaut derselben;
bh: Hypodermis «
bo: Mündung «
br: *branchii*, Tracheenkiemen;
c: *colon*, Hinterdarm;
cal: *calyx*, Eierkelch;
c—i: enge Verbindung zwischen *c* und *i*;
cr: *cor*, Rückengefäss;
de: *ductus ejaculatorius*, Samenausspritzungsgang;
e: Epithelschicht;
eo: « des Eifollikels;
eov: « « Oviductes;
f: *forceps*, Haltezange des Männchens;
f_1, f_2, f_3, f_4: deren successive Glieder;
fl: Forcepslamelle;
g_1—g_7: Hinterleibsganglien;
i: *intestinum*, Mitteldarm;
l: Larven-(Nymphen-)haut;
m: Muskeln;
mc: circuläre Muskelfasern;
mr: radiäre «
mf: Forcepsmuskeln;
ml: laterale Hinterleibsmuskeln;

mov: Muskelschicht des Oviductes;
mp: Muskeln des Penis;
msc: « der Setæ caudales;
mvl: der lateral belegene longitudinale Bauchmuskel;
mvl_1: « medianwärts « « «
o: *ova*, Eier;
ov: *oviductus*, Eileiter;
ovl: *ovivalvula*, Eiklappe;
p: *penis*, Begattungsglied;
pa: « , apicaler Theil;
pb: « , basaler «
pl: *plica*, Falte;
pls: « *intersegmentalis*, Hautfalte zwischen zwei Segmenten
pt: *tunica peritonealis*, Peritonealhaut;
r: *rectum*, Afterdarm;
S: Sternit;
sc: *seta caudalis*, Schwanzborste;
sim: Haut der Subimago;
st: *styli*, Stacheln des Penis;
T: Tergit;
t: *testes*, Hodenfollikel;
tm: *tunica muscularis*, Muskelschlauch;
tr: Tracheen;
v: ein medianer Hautwulst in *pls VII—VIII* des Weibchens
vd: *vas deferens*, Samenausführungsgang;
vd_1, vd_2, vd_3: dessen successive Abschnitte;
I—X: die zehn Hinterleibssegmente.

Taf. I. Fig. 1—20.

Das Männchen von *Heptagenia venosa* Fabr.

Fig. 1—4 im Stadium der Nymphe; Fig. 5—20 im Stadium der Imago.

Fig. 1. Horizontalschnitt durch die samengefüllten Hodenfollikel und den Anfang des Vas deferens am Uebergange vom 6. zum 7. Segmente. Schnitt № 9 aus derselben Reihe, wie Fig. 2. (Vergl. S. 40—43). Vergrösserung 69.

Fig. 2. Ventralansicht von der Hinterleibsspitze der Nymphe; combinirt nach den acht ersten Schnitten einer lückenlosen Reihe von 18 Horizontalschnitten. Rechts ist der Forceps nur im Durchschnitt gezeichnet (S. 47, 51). Vergr. 27.

Fig. 3. Penis desselben Exemplares.

Fig. 4. Querschnitt durch die Hinterleibsspitze der Nymphe, eben durch die Geschlechtsmündungen gefallen (S. 51). Vergr. 27.

Fig. 5. Horizontalschnitt (№ 18 aus einer lückenlosen Reihe von 28 Schnitten) durch die Segmente VI—X der Imago längs den paarigen *vasa deferentia*. Links ist der Abschnitt vd_3 combinirt nach

den Schnitten 15—22 **genannter Reihe. Der hinterste** Theil der Figur (*forceps, penis*, die paarigen *ductus ejaculatorii* und *setæ caudales*) ist nach den Schnitten 13—28 combinirt. x = Fig. 6; y = Fig. 7. (S. 43—44, 48—49.) Vergr. 27.

Fig. 6. Der Abschnitt x in Fig. 5. Vergr. 69.
„ 7. « « y « « « « «

Fig. 8—12. Qnerschnitte (aus einer lückenlosen Reihe von 49 Schnitten) durch den Hinterleib der Imago. Vergr. 16.

Fig. 8. Schnitt № 35 durch das 8. Segment.
„ 9. « « 20 « « 9. «
„ 10. « « 18 « « 9. «
„ 11. « « 13 « « 10. « und } durch die äusseren
„ 12. « « 8 } Geschlechtstheile.
„ 13. Seitenansicht der Hinterleibsspitze, die Krümmung des Penis zeigend.

Fig. 14—20. Die 7 ersten Schnitte der genannten lückenlosen Reihe von 49 Querschnitten, durch die äusseren Geschlechtsorgane gefallen, die Paarigkeit der *ductus ejaculatorii* controllirend (S. 49—50). Vergr. 27.

Fig. 14—15. Die Basis des Penis.
„ 16—20. Der Apex « « .

Taf. II. Fig. 21—37.

Das Männchen.

Fig. 21. Contouren der Hinterleibsspitze von *Palingenia longicauda* in Ventralansicht.

„ 21 *bis*. Contouren des medianen Sagittalschnittes durch den Darm von derselben Art, die Ausdehnung desselben (S. 58) erläuternd:

L bei der Larve (schematisch nach Angaben von *Swammerdamm* und nach Analogien von *Heptagenia*-Larven); und

I bei der Imago (nach der Schnittreihe 68 construirt).

In beiden Figuren geben die geraden Linien und die Zahlen die Lage der in Fig. 22—27 abgebildeten Querschnitte an.

Fig. 22—27. Querschnitte durch die Hinterleibsspitze der *Palingenia longicauda*, aus einer lückenlosen Reihe von 68 Schnitten gewählt, zur Demonstration

a) des Herabsteigens der Vasa deferentia unter den Darm und des selbstständigen Verlaufes derselben durch die beiden Begattungsglieder (S. 44, 52);

b) der mechanischen Ausdehnung des Mitteldarmes (vergl. Fig. 21 *bis* und S. 58).

Vergr. 13.

Fig. 28—33 erläutern die in der Regel paarigen Ausführungsgänge durch einige als Proben abgebildete Arten (S. 51—52). Vergr.

Fig. 28. Seitenansicht } der Hinterleibsspitze von *Heptagenia elegans*; 31.
„ 29. Ventralansicht }
„ 30. « « « « *H. semicolorata*; 19.
„ 31. « « « « *Ephemerella ignita*; 20.

Fig. 32. Ventralansicht der Hinterleibsspitze von *Potamanthus luteus*; 30.
„ 33. « « « « *Ephemera vulgata*; 28.

Fig. 34. Ventralansicht der Hinterleibsspitze von *Polymitarcys virgo*, welche eine Ausnahme bildet, indem bei *A* eine Anastomose zwischen den beiden Vasa deferentia vorkommt (S. 45, 46); diese sind bei *x*, *y* und *z* geknickt; *sp* ist die Ausdehnung der Vasa innerhalb des Penis (S. 52). Vergr. 22.

Fig. 35. Die Spitze des Penis.

Fig. 36 u. 37 gehören zum Anhange des Cap. 3 (S. 57). Vergr. 20.

Fig. 36. Medianer Sagittalschnitt durch den Kopf und z. Th. den Prothorax von *Palingenia longicauda*; die Linie *s—s* giebt die Lage des Querschnittes in Fig. 37 an.

Fig. 37. Theil eines Querschnittes durch den Kopf derselben Art. -- In beiden Figuren sind folgende Einzelbezeichnungen:

a. ph: *arcus pharyngeus nervorum*, Schlundring;
gl. i: *ganglion infraoesophageum*;
gl. th. I.: « *thoracicum primum*;
g. opt: « *opticum*;
gl. s: « *supraoesophageum*;
os: Mundöffnung;
ph: *pharynx*;
pll: *plica longitudinalis*, Längsfalten;
plt: „ *transversalis*, Querfalten;
V: *Vertex*;
x: der chitinöse Querbalken im Halse zwischen Darm- und Nervenstrang.

Taf. III. Fig. 38—54.

Das Weibchen.

Fig. 38. Keimfach von *Heptagenia fluminum* (S. 63). Mässige Vergr.

Fig. 39. Eiröhre von *H. elegans* (S. 64). Geringe Vergr.

Fig. 40. Der eine Pol des Eies von *H. elegans* mit jungen Chorionauhängen (S. 64). Mässige Vergr.

Fig. 41. Entwickelungsstadien dieser Anhänge (S. 65, 66). Starke Vergr. (Meine Notiz über den Vergrösserungsgrad der Fig. 38—41 habe ich nicht wiederfinden können.)

Fig. 42. Horizontalschnitt durch die Nymphe einer Art *Cœnis*, die unentfalteten Oviducte zeigend (S. 69, 72). Vergr. 105.

Fig. 43. Dasselbe einer älteren Larve von *Potamanthus luteus* (S. 68, 69). Vergr. 21.

Fig. 44. Dorsalansicht der blossgelegten Oviducte der Imago von *Potamanthus luteus*, nach dem Eierlegen (S. 71). Vergr. 21.

Fig. 45. Dorsalansicht der Geschlechtsorgane von *Baetis Rhodani*, nach dem Eierlegen (S. 71). Vergr. 27.

Fig. 46. Ventralansicht des Hinterleibes der Imago von *Oligoneuria rhenana*, eben ihre Eier abgebend (S. 67, 71). Vergr. 8,5.

Fig. 47. **Seitenansicht der apicalen Hälfte des Hinterleibes von** ***Palingenia longicauda*** **(S. 72).**

Fig. 48—51. **Querschnitte durch das 7. Segment des Hinterleibes derselben Art, den Uebergang der Oviducte in die Segmentalfalte zeigend (S. 70). Vergr. 7.**

Fig. 52. **Ventralansicht der vier letzten Hinterleibssegmente einer** ***Polymitarcys virgo*****, die bald ihre Eier ablegen wird (S. 72). Vergr. 6.**

Fig. 53. **Seitenansicht derselben Art, die beiden Eierpackete (*os*, links; *od*, rechts) eben abgebend (S. 80). Vergr. 6.**

Fig. 54. **Dieselbe Art nach dem Eierlegen (S. 80). Vergr. 6. Die Oviducte sind rechterseits (*ov*) vollständig, linkerseits hingegen (*ovs*) nur noch unvollständig umgestülpt (S. 80). Vergr. 6.**

Taf. IV. Fig. 55—68.

Das Weibchen.

Fig. 55—57. **Dorsalansicht der blossgelegten Oviducte und der Genital-Intersegmentalfalte (S. 68, 69, 75—78). Vergr. 27.**

Fig. 55. **Subimago von** ***Heptagenia flavipennis*****;**

„ 56. **Imago von** ***H. fluminum*****;**

„ 57. **Imago von** ***H. venosa*****.**

Fig. 58. **Ventralansicht der Ovivalvula und der Oviductenmündungen von** ***Heptagenia elegans*** **(S. 74). Vergr. 27.**

Fig. 59—68. **Querschnitte durch das siebente Hinterleibssegment von** ***Heptagenia venosa*****, gewählt aus einer lückenlosen Reihe von 154 Schnitten durch die apicale Hälfte des Hinterleibes (S. 69, 70, 76). Vergr. 27.**

Die Reihennummern dieser Schnitte sind in Parenthesen angegeben und die Lage einiger derselben durch Linien an der in gleicher Vergrösserung abgebildeten Flächenansicht derselben Art, Fig. 57, angezeigt.

Fig. 63. **Einer dieser Schnitte ist stärker vergrössert, 88, um die Differenzirungen der Faltenwand zu zeigen.**

Taf. V. Fig. 69—96.

Schematische Figuren zur Erläuterung der Morphologie der Ausführungsgänge einzelner Gruppen und Arten (Cap. 5).

Die Sexualdrüsen sind dunkelgrau, die paarigen Ausführungsgänge hellgrau und die vermittelnden Integumentalgebilde braun gezeichnet.

Fig. 69. **Anlage der Sexualdrüsen und der ausführenden Segmentalorgane bei den Würmern.**

Fig. 70. **Sexualdrüsen und Segmentalorgane eines Chætopoden.**

Fig. 71. **Dieselben bei** ***Lumbricus terrestris*** **L. Schematisch nach** ***d'Udekem*****.**

Fig. 72. « « ***Astacus fluviatilis*** **Fabr.**

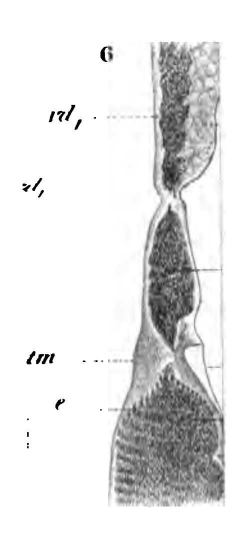
Fig. 73. **Hypothetische Anlage der Sexualdrüsen und ihrer Ausführungsgänge bei den Insecten in Analogie mit Fig. 69.**

Fig. 74. **Anlage des männlichen Organes bei den Ephemeriden, Perliden u. A. nach *Brandt* u. A.**

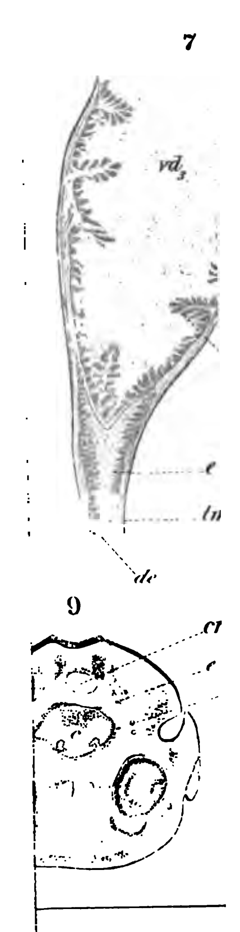
Fig. 75—89. Männliche Geschlechtsorgane:
- Fig. 75. bei der Ephemeriden-Larve.
- « 76. « « « -Imago.
- « 77. von *Polymitarcys virgo* Ol.
- « 78. « *Labidura advena* Mein. (hypothetisch).
- « 79. « *Lab. gigantea* Fabr. nach *Meinert*.
- « 80. « *Lab. advena* Mein. « «
- « 81. « *Forficula auricularia* L. u. A. nach *Meinert*.
- « 82. « *Forficula* sp. (hypothetisch).
- « 83. bei der Larve der übrigen Orthopteren.
- « 84. bei der Imago von den Libelluliden (*Aeschna*).
- « 85. « « « « « Perliden (*Perla bimaculata*).
- « 86. « « « « « Orthopt. saltatoria.
- « 87. « « « « « « « (*Oedipoda*).
- « 88. « *Panorpa communis*.
- « 89. « *Cetonia aurata* nach *Lacordaire*.

Fig. 90—96. Weibliche Geschlechtsorgane:
- Fig. 90. bei den Ephemeriden-Larven.
- « 91. « « « -Nymphen.
- « 92. « der Imago (*Palingenia*).
- « 93. « « « von *Heptagenia venosa* Fabr.
- « 94. « « « der Perliden (*Nemoura*) nach *Gerstaecker*.
- « 95. « den Libelluliden (*Aeschna*).
- « 96. von *Platysoma* nach *Gerstaecker*.

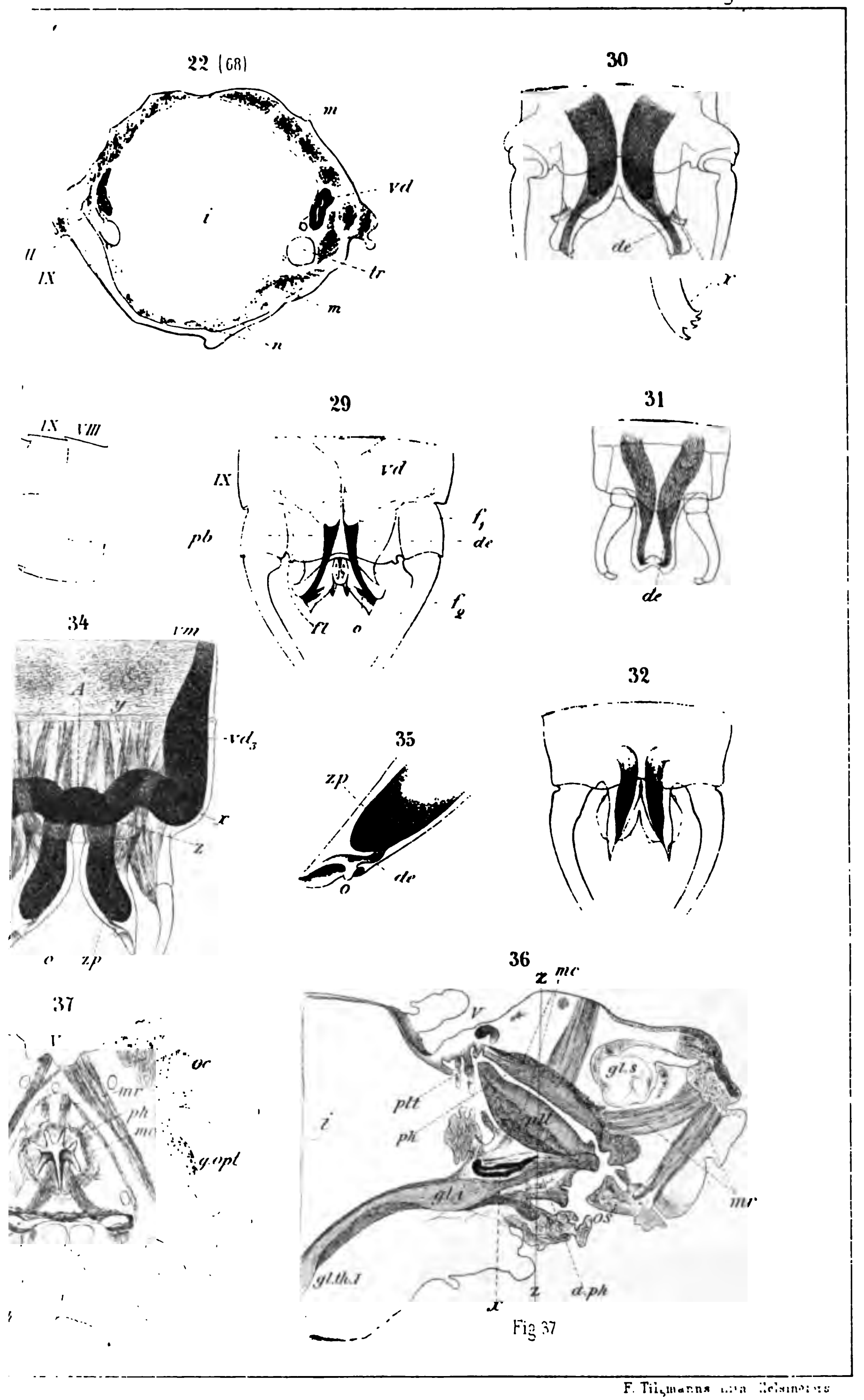
INHALT.



6
vd1
tm
e

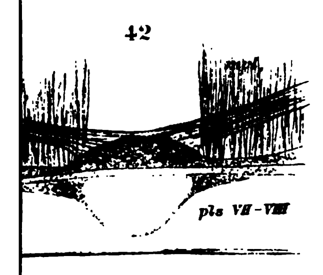


7
vd3
e
de
9



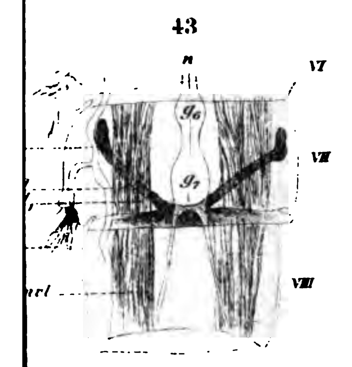
F. Tilgmanns ... Gelsnörers

42



pls VII-VIII

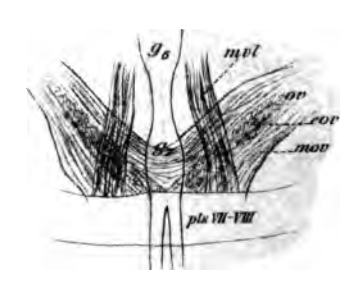
43



n
VI
g_6
VII
g_7
mvl
VIII

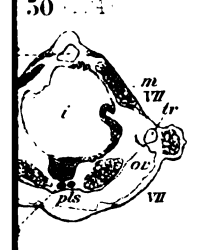


44



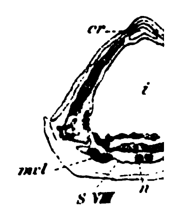
g_6
mvl
ov
cov
mov
g_7
pls VII-VIII

50

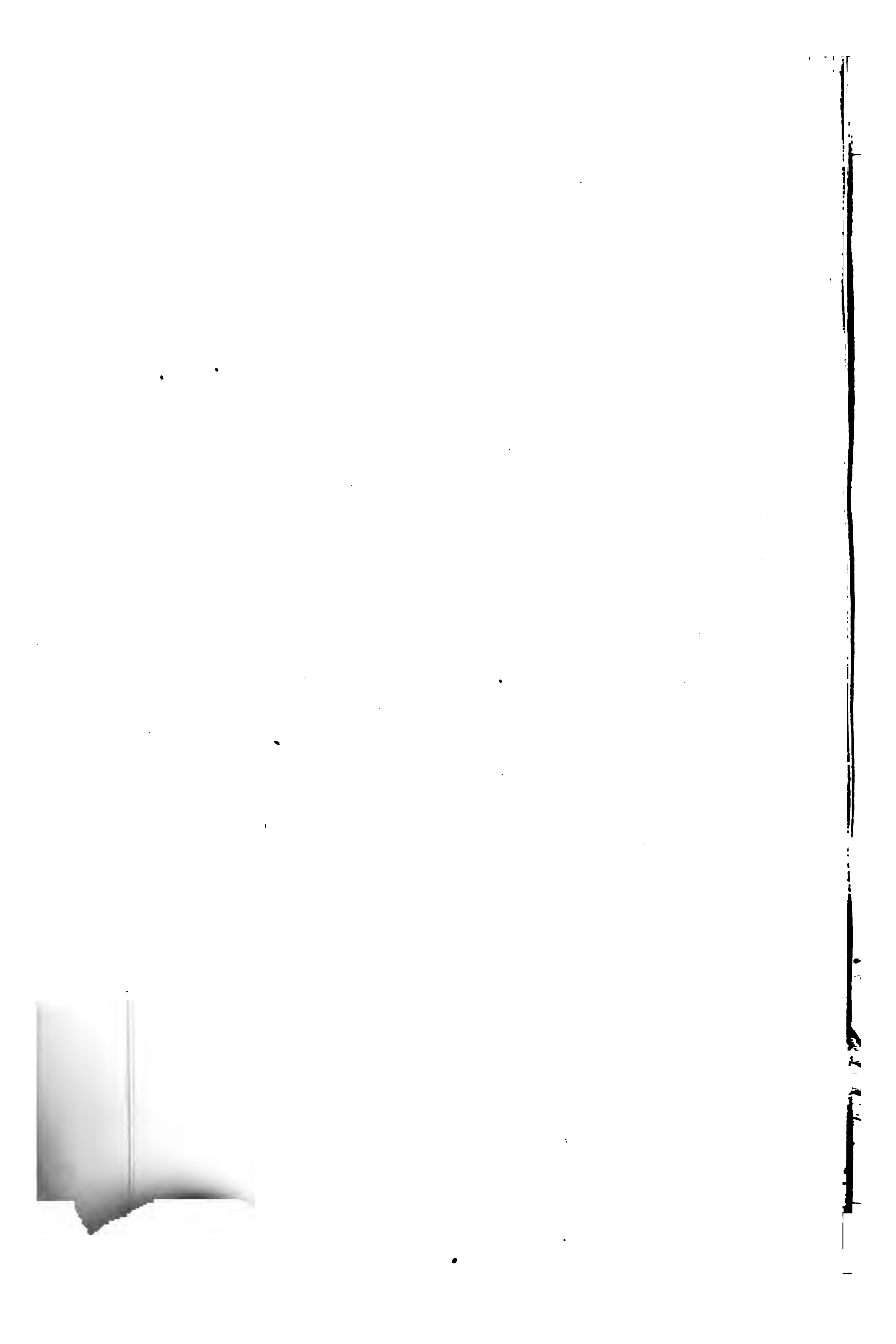


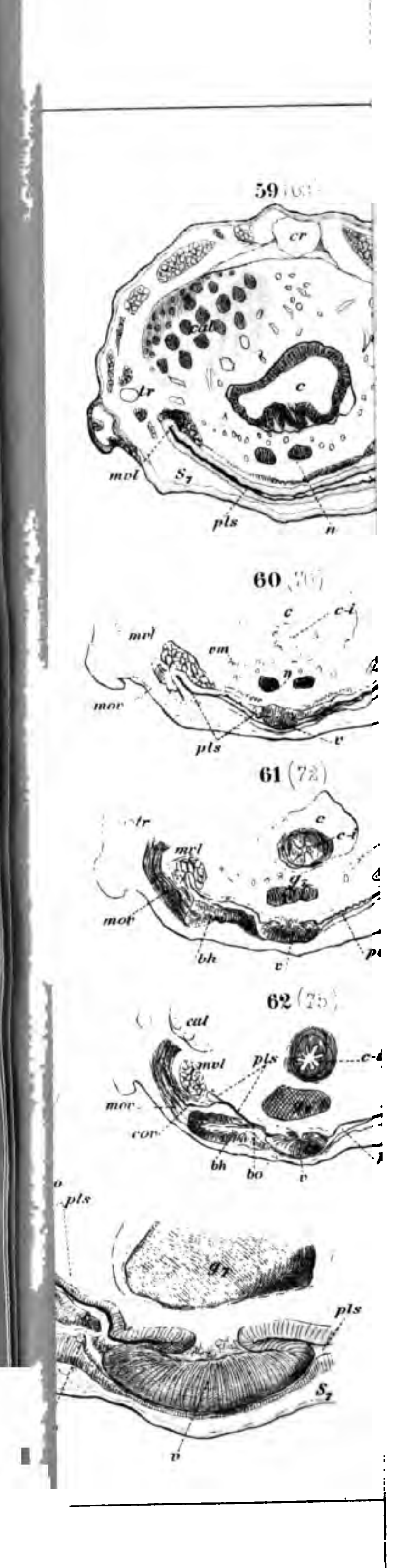
m
VII
tr
i
ov
pls
VII

51



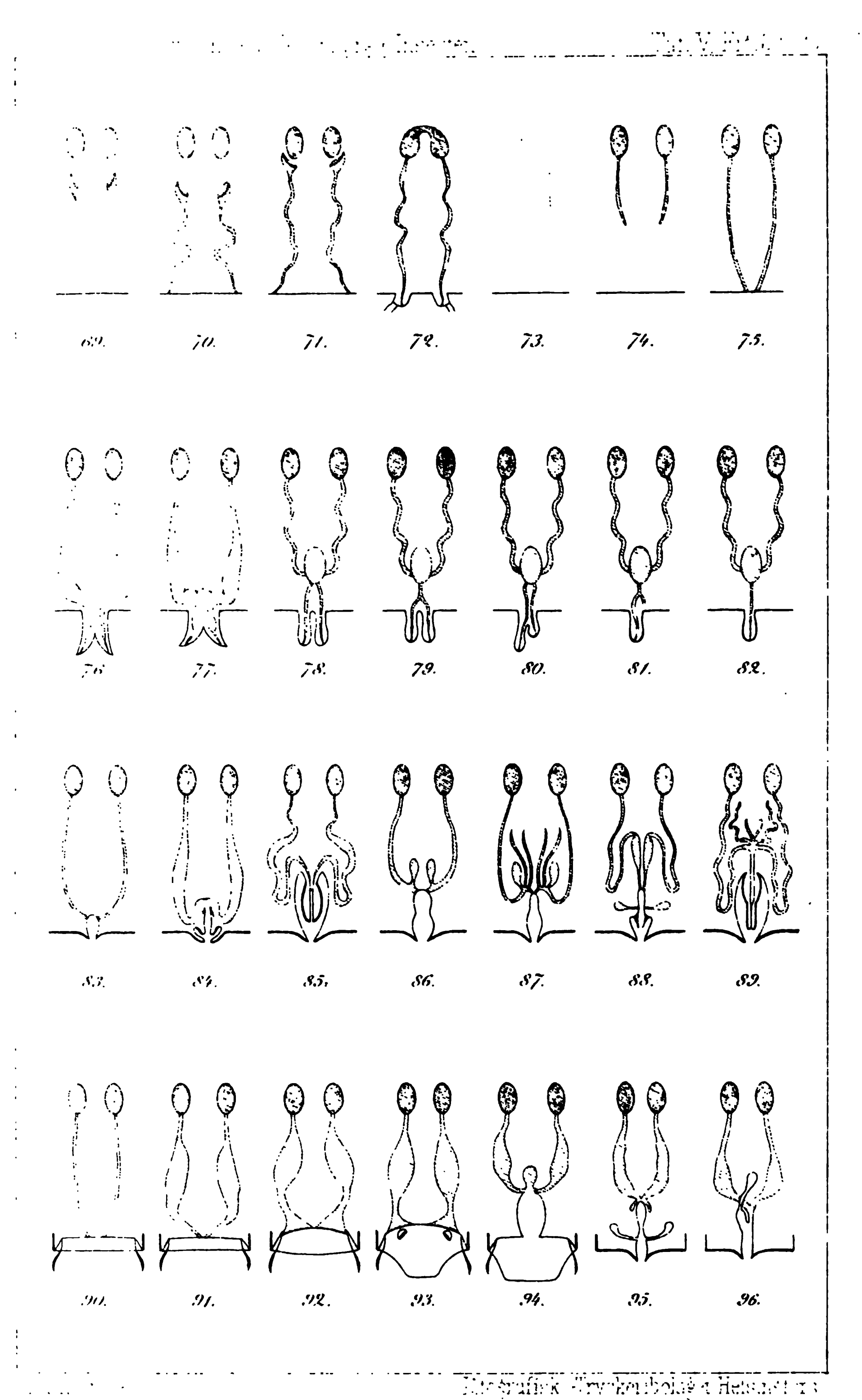
cr
i
mvl
S VIII
n




59
cr
cal
c
tr
mvl
S7
pls
n
60
mvl
c
c-i
em
n
mov
pls
v
61 (72)
tr
c
c-i
mvl
mov
bh
v
62 (75)
cal
pls
mvl
mov
cov
bh
bo
v
o
pls
g7
pls
S7
v

6.

Fa



69.
70.
71.
72.
73.
74.
75.
76.
77.
78.
79.
80.
81.
82.
83.
84.
85.
86.
87.
88.
89.
90.
91.
92.
93.
94.
95.
96.

